

Aus dem Anatomischen Institut der Freien Universität Berlin

Fachbereich 1 - Vorklinik

Geschäftsführender Direktor: Professor Dr. med. Ewald Wüstenfeld

BEITRAG ZUR EMBRYOLOGIE
DES JACOBSONSCHEN ORGANS
(Organon vomero-nasale)
BEI DER RATTE

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der medizinischen Doktorwürde

an den

Medizinischen Fachbereichen der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Jutta Pehle

aus Lippstadt

1976



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Aus dem Anatomischen Institut der Freien Universität Berlin
Fachbereich 1 - Vorklinik

Geschäftsführender

Direktor: Professor Dr. med. Ewald Wüstenfeld

Beitrag zur Embryologie des Jacobsonschen Organs
(Organon vomero-nasale) bei der Ratte

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Jutta Pehle
aus Lippstadt

Berlin 1975

Referent: Professor Dr. med. Hans-Joachim Merker

Korreferent: Professor Dr. med. Ewald Wüstenfeld



Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fachbereiche
der Freien Universität Berlin

Promoviert am: 9. März 1976

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung

1. a) Definition

b) Historischer Überblick

c) Aufbau des Jacobsonschen Organs bei Ratte und Maus

d) Allgemeine Funktion

2. Die Entwicklung des Jacobsonschen Organs

a) Allgemein

b) Bei der Ratte

3. Problemstellung

II. Material und Methode

III. Befunde

a) Lichtmikroskopisch

b) Elektronenmikroskopisch

IV. Diskussion

V. Zusammenfassung

VI. Bildmaterial

a) Lichtmikroskopisch

b) Elektronenmikroskopisch

VII. Literatur

I. EINLEITUNG

1 a) Definition

Nach den Untersuchungen von BROMAN (1920), v. NAVRATIL (1926), KOLMER (1927) und FRANKE (1970) handelt es sich bei dem Jacobsonschen Organ oder dem Organon vomeronasale Jacobsoni um ein akzessorisches Organ der Nasenhöhle, das bei Makrosmaten besonders gut entwickelt ist. Dieses paarig angelegte Organ liegt am vorderen unteren Abschnitt des Nasenseptums und erscheint als Längswulst unter der Nasenschleimhaut. Bei den meisten Säugetieren ist es ein schlauchartiges Gebilde, das caudal blind endet und dessen ventraler Anteil sich stetig verengt und dann als Ausführungsgang in den Ductus nasopalatinus - Stenonis- oder in die Nasenhöhle mündet. Zahlreiche Drüsenlager begrenzen das Organ, deren Ausführungsgänge in das Organ münden. Außen an der lateralen Wand des Schlauches liegt reichlich cavernöses Gewebe und das ganze - Schlauch, Drüse und cavernöses Gewebe - wird von einem besonderen halbrinnenförmigen Knorpel, dem Jacobsonschen Knorpel (cartilago paraseptalis), begrenzt. Von der Medianseite treten die Nervenfasern des N. olfactorius zu. Das Lumen des Schlauches ist im Querschnitt nierenförmig, und zwar mit der Konvexität dem Septum zugewandt. Die Epithelauskleidung zeigt deutliche Unterschiede an der lateralen und medialen Wand. Letztere ist die weitaus dickere und dieses

Epithel ist dem Riechepithel der regio olfactoria sehr ähnlich, während das niedrige Epithel aus mehrstufig angeordneten Zylinderzellen besteht.

1 b) Historischer Überblick

Das oben beschriebene Organ wurde 1811 von dem dänischen Arzt JACOBSON zuerst an Säugetieren entdeckt. Von der Anatomischen Gesellschaft wurde der Name "Organum vomero-nasale" vorgeschlagen, wahrscheinlich wegen der konstanten Lagebeziehungen des Organs zum vorderen Teil des Pflugscharbeins. JACOBSON faßte es als ein akzessorisches Riechorgan auf, dessen Funktion u. a. auch im Feuchthalten der Nasenschleimhaut und der Mundhöhle bestand. Allerdings war das Organ beim Menschen bereits 1703 von RUYSCH und SÖMMERRING als kleine Tasche der Nasenhöhle beschrieben worden, in die eine Sonde eingeführt werden kann.

In den folgenden Jahren erschienen zahlreiche Arbeiten über dieses Organ. Eine Literaturübersicht über Arbeiten, die von der Morphologie und vergleichenden Anatomie des Jacobsonschen Organs handeln, gibt ZUCKERKANDL in seiner Studie aus dem Jahr 1910. 1920 folgt eine Abhandlung von BROMAN mit der überraschenden Feststellung: Das Organon vomeronasale Jacobsoni - ein Wassergeruchsorgan ! Er führt die Untersuchungen an Säugetieren (Maus, Ratte, Hund, Rind, Schaf, Schwein, Beuteltieren, Affen) und Lepidosauriern (Schlangen und Eidechsen) durch. Weitere Beiträge zur vergleichenden Anatomie erschienen von KERKHOFF (1924) und von v. NAVRATIL (1926).

Die Ergebnisse lassen sich kurz etwa folgendermaßen zusammenfassen: Bei den Fischen findet sich noch keine Spur

von diesem Organ - bei Amphibien ist bereits eine primitive Form des Jacobsonschen Organs zu sehen und eine weitere Entwicklung erfährt dieses Organ bei den Reptilien - besonders bei Schildkröten und den Sauriern (Eidechsen und Schlangen). Hier ist das Organ in Vollkommenheit entwickelt. Bei Vögeln ist an Stelle des Jacobsonschen Schlauches ein Epithelgang vorhanden, der die Ausmündung einer an der lateralen Wand der Nasenhöhle gelegenen Drüse ist (v.MIHALKOVICS, 1899).

Das Organum vomeronasale ist bei den Säugetieren - vor allem bei den Makrosomatikern sehr gut entwickelt. Die sehr enge Mündung des Organs befindet sich bei den meisten Säugetieren im Ductus nasopalatinus - beim Beuteltier liegt diese am oberen erweiterten Ende des Ganges - beim Schwein, Hund und Affen in der Mitte - bei Rind und Schaf im untersten Teil. Die Verbindung des Organs mit der Mundhöhle ist bei Pferd, Esel, Kamel und Giraffe verlorengegangen, da der unterste Teil des Ductus nasopalatinus verwachsen ist. Außer beim Menschen, bei dem das Organ mehr oder weniger rudimentär wird, soll es nur bei Nagern direkt in die Nasenhöhle münden.

Insgesamt weist der Aufbau des Jacobsonschen Organs bei den verschiedenen Species recht erhebliche Unterschiede auf (NEGUS, 1958). PARSONS (1959) schlägt vor, den Namen "Jacobsonsches Organ" nur auf die Formen anzuwenden, bei denen das vomeronasal Epithel in einer Ausstülpung (outpocketing) der Nase eingeschlossen ist. Also z. B. nicht bei Schildkröten, bei denen das vomero-nasal Epithel frei in der Nasenhöhle liegt.

In jüngster Zeit bestätigt BOYSEN-MØLLER (1964) die Ergebnisse BROMANS. Er beschreibt weiterhin, daß alle Drüsen, die im Respirationsteil der Nasenschleimhaut liegen, gemeinsam mit dem Tränenkanal vorn in der Nase münden, so daß sich ein Sekretüberschuß im unteren Nasengang, in dem das Jacobsonsche Organ liegt, sammelt. Neuere lichtmikroskopische Arbeiten liegen außerdem vor von CHOUARD et al. (1972) und FRANKE (1970). FRANKE beschreibt jedoch vorwiegend den Knorpel des Jacobsonschen Organs. Elektronenmikroskopische Beiträge wurden von ALTNER und MÜLLER (1968) sowie LUCKHAUS (1969) veröffentlicht. Diese Autoren beschäftigten sich überwiegend mit der Beschreibung des Epithels des Jacobsonschen Organs bei unterschiedlichen Species. Die Drüsen wurden nicht berücksichtigt.

Neuerdings hat das Jacobsonsche Organ auch bei Physiologen und Verhaltensphysiologen Interesse erweckt. Auf die Arbeiten von ADRIAN (1955), PLANEL (1953), BURGHAD and HESS (1968), VERBENE (1970), TUCKER (1971) sowie POWERS und WINANS (1974) wird im Absatz "allgemeine Funktion" noch näher eingegangen.

1 c) Aufbau des Jacobsonschen Organs bei der Ratte und Maus

Das bilateral ausgebildete Jacobsonsche Organ liegt jeweils am vorderen unteren Teil des Nasenseptums und ist von einer Knochen-Knorpelkapsel umgeben (CHOUARD et al. 1972). Die paraseptalen Knorpel und Jacobsonschen Belegknochen zeigen bei der Ratte eine so innige Beziehung zum Jacobsonschen Organ, daß ihre Zugehörigkeit zu diesem Sinnesorgan in Form von Sinnesknorpel und -knochen trotz Einreihung in den "anulus cartilagineus nasi" nicht geleugnet werden kann. Im Innern dieser Schale stellt das Jacobsonsche Organ eine Ausstülpung (Divertikel) der Nasenschleimhaut dar. Dieses schlauchartige Gebilde endet caudal blind, während der ventrale Anteil sich stetig verengt, um dann als Ausführungsgang am basisnahen, ventralen Teil des Septums in die Nasenhöhle zu münden. Das Lumen des Schlauches ist im Querschnitt nierenförmig, und zwar mit der Konvexität dem Septum zugekehrt. Schnitte vom vorderen Anteil zeigen aber noch den Schlauch als nahezu vertikal stehende Ellipse mit engerem Lumen; mehr rückwärts, wo ungefähr die Mitte des Organs getroffen wird, wird der Schlauch viel dickwandiger - besonders die mediane Wand hat an Mächtigkeit zugenommen ebenso die Wand am unteren und oberen Pol, so daß ein mächtiger Bogen gebildet wird, der von der viel dünneren lateralen Wand überspannt ist. Diese Wand ist von außen her gegen das Lumen eingedrückt, wodurch dann die erwähnte Nierenform entsteht (v. NAVRATIL, 1926).

Die Epithelauskleidung zeigt deutliche Unterschiede an der lateralen und medialen Wand; das weitaus dickere Sinnesepithel liegt medial. Nach Untersuchungen von LUCKHAUS (1969) stimmt das Sinnesepithel der Regio olfactoria (propria) von Makrosmatikern hinsichtlich seines Feinbaus grundsätzlich mit dem olfaktorischen Epithel des Vomero-nasal-organs überein - bis auf die relativ geringe Anzahl von Sinneskolben und der von ihnen abgehenden Cilien. Das laterale Organepithel besteht aus mehrstufig angeordneten Zylinderzellen und ist die modifizierte Fortsetzung des Ausführungsgang-epithels der Vomero-nasal-Drüsen.

Von der Medianseite treten zahlreiche Nervenfasern in das Organ ein, die einem großen Ast des Nervus olfactorius angehören und im Bulbus olfactorius akzessorius enden. Sympathische Fasern begleiten die Gefäße und ebenso finden sich Trigemini-endigungen (CHOUARD et al., 1972).

Zahlreiche Drüsenlager begrenzen das Organ, deren Ausführungsgänge in das Organ münden. BROMAN (1920) unterscheidet bei den Drüsen des Jacobson'schen Organs

- a) Enddrüsen, die im hinteren blinden Ende des Organs münden und oft sehr stark entwickelt sind, und
- b) zwei Reihen kleinerer Drüsen, die am oberen bzw. unteren Rand des Organs münden.

Die Drüsen der oberen Reihe sind meistens stärker entwickelt als diejenigen der unteren Reihe. Die Enddrüsen werden immer am frühzeitigsten angelegt und scheinen in der Regel zwei zu sein, eine obere und eine untere. Bei gewissen Arten kommt indessen die eine (gewöhnlich die untere) nicht zur Entwicklung.

Von den kleinen Drüsen werden in der Regel die hinteren frühzeitiger als die vorderen und die Drüsen der oberen Reihe frühzeitiger als diejenigen der unteren Reihe angelegt. Gewöhnlich behalten die zuerst angelegten Drüsen in ihrer Entwicklung den Vorsprung. Von dieser Regel gibt es aber Ausnahmen. So bleiben z. B. bei der Maus und Ratte die Enddrüsen in der Entwicklung hinter der zweiten (von vorn gerechnet) Drüse der oberen Reihe zurück. Diese letztgenannte Drüse wächst dann bald zu der größten Drüse des Organs an. Die Drüsenmasse ist im Verhältnis zum Organlumen sehr reichlich entwickelt. Bei ruhendem Organ befindet sich offenbar das Sekret in stetiger Strömung nach außen. Hinsichtlich der Funktion stellt BROMAN diese Drüsen den v.Ebnerschen Drüsen der Zunge gleich.

BROMAN (1920) beschreibt weiterhin einen Pumpenapparat des Jacobsonschen Organs, der aus einem in der Lateralwand des Organs gelegenen Schwellkörper und der Skelettkapsel gebildet wird. Anstelle des Schwellkörpers besitzen Ratte und Maus nur eine einzige große Vene, die longitudinal durch die ganze Lateralwand des Organs hindurchverläuft. Diese Vene besitzt eine so dicke Media, daß sie nicht selten mit einer Arterie verwechselt wird. Die Vene kann sich bis zum vollständigen Verschwinden ihres Lumens kontrahieren. Für die mechanische Beeinflussung des Organs hat die Vene denselben Effekt wie kontraktiles Schwellgewebe. Durch Muskelzellen und Bindegewebsfasern zwischen den Gefäßen und dem Organ selbst kann offenbar ein Zusammenpressen aufgehoben werden, d. h. der Hohlraum des Organs kann durch solche Kräfte erweitert werden. Dieser Mechanismus könnte bei einem Ansaugmechanismus (s. Kapitel "Funktion") eine Rolle spielen.

1 d) Allgemeine Funktion

Über die Funktion des Jacobsonschen Organs herrscht bis heute nicht völlige Klarheit. In der Literatur finden sich widersprüchliche Angaben.

BROMAN (1920) beschreibt anhand durchgeführter Experimente, daß das Jacobsonsche Organ immer nur seröse Flüssigkeit enthält, niemals Luft. Die seröse Flüssigkeit kann sowohl von der Nasenhöhle als auch von der Mundhöhle aktiv eingesaugt werden - durch Kontraktion der glatten Muskulatur in der lateralen Organwand - aber nur, wenn das Tier für einen Geruchsstoff Interesse bekommt. Dank des Schwellkörpers und der eigenen Drüsen ist das Jacobsonsche Organ in der Lage, sich relativ schnell von der eingedrunghenen Flüssigkeit zu befreien. Somit nimmt BROMAN an, daß das Jacobsonsche Organ ein Präzisionsgeruchsorgan sein muß, das auch von minimalen Geruchsstoffen erregt werden kann. Auch, nachdem die Regio olfactoria der Nasenhöhle wegen permanenter Reizung und daraus folgender Ermüdung aufgehört hat, auf Geruchsstoffe empfindlich zu reagieren. Bei allen makrosmatischen Säugetieren ist das Jacobsonsche Organ aus den vorgenannten Gründen ein ganz besonders wichtiges Sinnesorgan.

Das seröse Drüsensekret wird von den Tränendrüsen, den großen Nasenhöhlendrüsen oder von den vorn in die Mundhöhle mündenden Speicheldrüsen geliefert.

Dieses Sekret bildet das Medium, das die Riechstoffe zu den Sinneszellen des Organs transportiert. Je nach der Lage seiner Mündung holt das Jacobsonsche Organ die Riechstoffe entweder von der Mundhöhle, der Nasenhöhle oder von beiden. Es dient also entweder als Mundgeruchs- oder Spürorgan allein oder sowohl als Mundgeruchs- wie auch als Spürorgan. BROMAN nimmt an, daß das Jacobsonsche Organ nichts anderes als das für das Landleben akkommodierte alte Wassergeruchsorgan der Wirbeltiere ist. Das Organ wird von demselben Nerv, dem Nervus terminalis innerviert, der auch das Geruchsorgan der Fische versorgt. Auch ist das Jacobsonsche Organ kein Luftgeruchsorgan wie die Regio olfactoria der Nasenhöhle, sondern das Medium, das dem Organ die Riechstoffe zuführt, ist eine wasserdünne Flüssigkeit. KERKHOFF (1924) führt Untersuchungen am Pferd durch und bestätigt voll die Angaben BROMANS, während v. NAVRATIL (1926) ebenso wie v. MIHALKOVICS (1898) eine Funktion ähnlich der der Riechschleimhaut der Nasenhöhle in Frage stellen. Sie vermuten, daß seine Funktion in der Perzeption der Geschlechtsriechstoffe besteht und als Orientierungswerkzeug dient, da es zumeist bei Tieren, die am Boden oder im Boden leben, z. B. beim Maulwurf, bei Mäusen und Schlangen, gut entwickelt ist. Die Hypothese wird dadurch unterstützt, daß das Jacobsonsche Organ bei jenen Tieren, bei welchen an die Umgebung haftende Riechstoffe wegen des Aufenthaltsortes wegfallen, also bei Vögeln und Fischen nicht vorhanden ist, weil jene geschlechtliche Riechfunktion

durch das Auge ersetzt wird. Auch beim Menschen ist das Organ wegen der Ausbildung des kompensationsfähigen Intellektes und allgemeinen Verkümmernng des Riechvermögens rudimentär geworden.

WILLEMOT (1972) spricht von der klassischen Theorie < l'organe voméronasal sert à l'animal à déterminer la saveur des aliments dans la bouche par l'odorat, contrairement à la détermination de son goût par la gustation >

WILLEMOT (1972) erörtert eine weitere Hypothese: wenn nur Luft in dieses Organ eindringen könnte - und sei es noch so langsam - könnte das vomeronasal-Organ dazu dienen, einen Nachgeschmack (after smell) der Nahrungsstoffe zu vermitteln. Es wäre auch an eine zusätzliche Rolle im Zusammenhang mit der Magensaftsekretion zu denken. Die Primaten und der Mensch würden sich mehr für das Sehvermögen als für den Geruchssinn bei der Kontrolle ihrer Nahrungsstoffe entscheiden.

Mehrfach wurde in der Literatur die Funktion des Jacobson'schen Organs in der Wahrnehmung der Sexual-Geruchsstoffe gesehen. PLANEL (1953) konnte weder einen geschlechtsabhängigen Aufbau des Jacobson'schen Organs, noch histologische Veränderungen nach der Kastration nachweisen. Nach Ausschaltung des Jacobson'schen Organs veränderte sich das sexuelle Verhalten der männlichen Meerschweinchen nicht. PLANEL sieht die Funktion des Jacobson'schen Organs nicht

ausschließlich in der Perzeption des 'odeur genitale'. Dagegen berichten POWERS und WINANS (1974), daß nach Ausschaltung des vomero-nasal-Organ bei männlichen Hamstern eine deutliche Einbuße im sexuellen Verhalten bei nahezu 1/3 der behandelten Tiere zu beobachten ist.

CHOUARD et al. (1972) nimmt an, daß die Funktion des Jacobsonschen Organ in der Perzeption der Ektohormone (phéromones) liegt, so daß es im Verhalten und sozialen Leben der Tiere eine wichtige Rolle spielen könnte. Diese Meinung wird in Zusammenhang gebracht mit dem Vorhandensein des Jacobsonschen Organs bei Huf-, Nage- und den fleischfressenden Tieren. Die Ökologie dieser Tiere ist gut bekannt, besonders die weitverbreitete Gewohnheit, das Territorium des einzelnen oder der Tiergruppe zu markieren. Im Gegensatz zu den Vögeln, die diese Möglichkeit der Ortung (Markierung des Territoriums) nicht haben und auch kein Jacobsonsches Organ besitzen.

Die Aussagen BROMANS (1920) werden nochmals von KNAPPE (1964) bestätigt. Er meint, das Jacobsonsche Organ diene vornehmlich der Wahrnehmung solcher Stoffe (Duftstoffe), die sich in seinem schleimig-flüssigen Sekret leicht lösen. KNAPPE sieht eine gewisse Korrelation zwischen dem Auftreten der Flehmgebärde bei verschiedenen Säugergruppen und dem Vorhandensein eines wohlausgebildeten Jacobsonschen Organs. VERBENE (1970) beschreibt ihre Beobachtungen und Versuche über das Flehmen katzenartiger Raubtiere und

stellt folgende Hypothese auf: Weist ein Duftstoff Eigenheiten auf, die ein Tier zum Flehmen reizen, so läßt dieses nach anfänglichem Beschnupfern mit Hilfe des Schwellkörpers Flüssigkeit aus dem Jacobson-schen Organ austreten und reichert diese mit schmat-zenden Bewegungen im Munde mit Duftstoff an. Zum Flehmen selbst hebt das Tier den Kopf an und zieht gleichzeitig durch Erschlaffung des Schwellkörpers die Flüssigkeit in das Jacobsonsche Organ ein - möglicherweise wird sie durch rhythmisches An- und Abschwellen des Schwellkörpers im Organ leicht hin- und herbewegt; dies würde die Einwirkung des gelösten Duftstoffes auf das Sinnesepithel sehr begünstigen.

Zahlreiche neurophysiologische Untersuchungen wurden am Jacobsonschen Organ vorgenommen; hier sollen nur die erwähnt werden, die an Haussäugetieren durchgeführt wurden. ADRIAN (1955) führte Untersuchungen am Kanin-chen durch und leitete Potentiale vom Bulbus olfactorius und vom akzessorischen Bulbus olfactorius ab, der die vomero-nasal-Nerven des Jacobsonschen Organs aufnimmt. Das Jacobsonsche Organ reagiert nicht auf "airborn smells" (Duftstoffe) - der einzige Reiz für eine Reak-tion des Jacobsonschen Organs mit entsprechenden Poten-tialen im akzessorischen Bulbus olfactorius besteht in einem lokalisierten Druck, der eine leichte rever-sible Deformation des das Jacobsonsche Organ umschließen-den Knorpels ergibt. Es wird eine sinusartige Welle im akzessorischen Bulbus olfactorius erzeugt, ähnlich der im Bulbus olfactorius, wenn das Geruchsorgan durch Duftstoffe gereizt wird. TUCKER (1963) konnte bei der Schildkröte als Antwort auf inhalierte Düfte Potentiale

vom vomero-nasal-Nerv ableiten. Beim Kaninchen gelang dies jedoch erst, nachdem die Substanzen in das Jacobsonsche Organ eingesaugt wurden. Bei simultanen Ableitungen vom olfactorius Nerv und dem vomero-nasal-Nerv zeigte sich, daß einige Substanzen für die Olfactoriusrezeptoren, andere dagegen für die vomero-nasal-Rezeptoren effektiver sind. Bei der Inhalation reagierten die vomero-nasal-Rezeptoren besser auf die niedermolekularen Fettsäuren und die Rezeptoren der Riechschleimhaut besser auf die länger-kettigen Säuren.

So gilt auch heute noch der Ausspruch Bromans (1920) "Die Hypothesen über die Funktion des Organon Jacobsoni sind fast ebenso zahlreich wie die Autoren, die sich über diese Frage eingehend geäußert haben !"

Zur besseren Information soll noch kurz auf die Verhältnisse beim Mensch eingegangen werden.

Das Jacobsonsche Organ zählt hier zu den rudimentären Organen. Es hat keine Sinnesfunktion zu erfüllen (RAUBER-KOPSCH, 1923; MERKEL, 1892). V. NAVRATIL (1926) fand noch Reste eines Schwellgewebes an der unteren vorderen Partie des Nasenseptums bei erwachsenen Menschen. Er hält dieses Residuum als Ursprung vieler habitueller Nasenblutungen - in der Rhinologie als Locus Kieselbachi bekannt. JORDAN (1973) führte Untersuchungen an menschlichen Foeten und Neugeborenen durch. Er fand das vomero-nasal-Organ nur in einer rudimentären Form als vomero-nasal-Ductus, auch als Ruysch' Kanal, bekannt. CHOUARD et al. (1972) konnte ebenfalls nur eine stark atrophiierte Form des Jacobsonschen Organs bei Menschen unterschiedlichen Alters finden, die keine funktionelle Rolle spielt.

Die Entwicklung des Jacobson'schen Organs

2 a) Allgemein

Die Beschreibungen der Ontogenese des Jacobson'schen Organs bei verschiedenen Tierarten sind in der Literatur recht spärlich. (Die Entwicklung bei der Ratte siehe nächstes Kapitel).

In seiner morphologischen Studie über das Jacobson'sche Organ berichtet v. MIHALKOVICS (1899) auch über die Entwicklung dieses Organs. Das Jacobson'sche Organ entsteht bei allen Wirbeltieren aus einer Ausstülpung des Nasenhöhlenepithels in den ventralen Teil des medialen Nasenfortsatzes hinein. Es ist also ein Sinnesorgan der Respirationsebene im Bereich des medialen Nasen- oder Stirnfortsatzes.

Das Jacobson'sche Organ erscheint bei Säugetierembryonen und dem Menschen sehr früh. Es ist als kleine Epithelgrube schon zur Zeit vorhanden, wenn das Nasenfeld sich durch Verwachsen und Vergrößerung des Nasen- und Oberkieferfortsatzes in die Riechgrube umzubilden beginnt. Da das Epithel der Riechgrube aus dem Ektoderm stammt, gilt dasselbe auch für das Jacobson'sche Organ. Anfangs findet sich an dieser Stelle unauffälliges, geschichtetes Zylinderepithel wie z. B. auch im Medullarrohr, in der Linsengrube etc.. Ob die Riechzellen und die daraus entspringen Nervenfasern des Jacobson'schen Organs

ebenso wie in der Riechgrube aus Zellen entstehen, die vom Ektoderm stammen, wurde von v. MIHALKOVICS nicht untersucht. Er nimmt aber an, daß der Bildungsgang nach einem gemeinsamen Typus vorgeht.

Bei Säugetierembryonen ist der Jacobsonsche Gang schon während der Bildung der Gesichtsfortsätze vorhanden. Sobald die Riechgrube sich zur Nasentasche umgebildet hat, also bei 10-12 mm langen Embryonen, beginnt die Einstülpung des Epithels in den medialen Nasenfortsatz hinein. Dieses frühe Erscheinen des Organs weist auf ein hohes phylogenetisches Alter hin. In der Nasenhöhle ist zur Zeit der Bildung des Jacobsonschen Organs nur die untere Muschel im Entstehen begriffen. Das Epithel der Nasenhöhle stellt sich überall als geschichtetes indifferentes Zylinderepithel dar. Es ist aber nicht gleich hoch; In der oberen Riechgegend ist es höher als in der übrigen Region; Auch in der Jacobsonschen Einsenkung ist das indifferente Epithel von Anfang an so hoch wie in der Riechgegend.

Schon GARNAULT (1895) hat von Rattenembryonen angegeben, daß der Jacobsonsche Gang nicht aus einer Einsenkung des Epithels entsteht, wie es bei Drüsenröhren der Fall ist, sondern in Form einer sagittal gestellten Furche erscheint. Es soll sich um eine Furche unten am Septum handeln, an deren hinterem Ende das Epithel in Form einer Röhre caudalwärts fortwächst. Zugleich schließt sich die Furche durch Aneinanderlegung und Verwachsen der Ränder nach

vorn zur Röhre. Nur das vorderste Ende bleibt offen und mündet als kleine Epitheleinsenkung entweder am Septum oder tiefer in den Stenonschen Kanal. Das Fortwachsen des Ganges caudalwärts erfolgt im Anfang als ein vom Nasenhöhlenepithel in die Schleimhaut einwachsender Epithelzapfen, der bald hohl wird.

ZUCKERKANDL (1910) schreibt, daß hinsichtlich der Umwandlung der Vertiefung in eine Rinne die Meinungen geteilt sind. Die Mehrzahl der Autoren dürfte der Meinung sein, daß die Rinne sich zu einem Gang ausstülpe. GARNAULT (1895), v.MIHALKOVICS (1899) und GLAS (1904) geben dies wohl auch zu, jedoch nur für den hinteren Teil der Rinne. Der vordere Teil der Rinne soll dagegen durch Verwachsung seiner Ränder zu einem Kanal geschlossen werden. V.MIHALKOVICS fand bei 16-18 mm langen Embryonen von Katze, Kalb und Maus das mit geschichtetem Zylinderepithel ausgestattete Rohrdrehrund, später mehr oval und es lag im oralen Teil des mittleren Stirnfortsatzes.

Anfangs ist also der Jacobsonsche Kanal drehrund und führt rundherum gleichmäßig dickes Zylinderepithel; Beim Menschen und beim Maulwurf bleibt der Kanal auf dieser einfachen Stufe stehen. Bei allen untersuchten Säugetieren fand v.MIHALKOVICS, daß der Kanal verlängert oder halbmondförmig ist und nur an der medialen Wand hohes Sinnesepithel führt, während es lateral nur mit niedrigerem Respirationsepithel bedeckt ist. Der Grund für diese Verhältnisse dürfte in der Verschließbarkeit des Lumens liegen. Bei vielen Säugetieren kann

die laterale Wand durch die Muskeln gedehnt und durch das Schwellgewebe komprimiert werden. Eine Zerrung würde auf das Sinnesepithel störend wirken, weshalb an der lateralen Wand Respirationsepithel angebracht sein soll. Die Differenzierung in zweierlei Epithel wird bei Früchten zur mittleren Zeit der Embryonalentwicklung deutlich.

PETER (1902) erwähnt Drüsen, die später aus dem oberen und unteren Winkel des längsovalen Rohres, sparsamer auch aus der lateralen Wand herauswuchern.

Das Jacobsonsche Organ entwickelt sich beim Sonderfall des Menschen als Einbuchtung von der Anlage des Riechepithels bei einer Länge von etwa 13,5 mm zu einem wechselnd langen, von Riechepithelanlage ausgekleideten Kanal mit spärlich angelegten Drüsen - so KOLMER (1927). Bei Embryonen von 40 mm Länge fand KOLMER das Jacobsonsche Organ häufig schon stark zurückgebildet. In manchen Fällen erhält es sich aber bis zur Geburt und darüber hinaus.

2 b) Entwicklung des Jacobsonschen Organs bei der Ratte

Über die Entwicklung und Morphologie der inneren Nase der Ratte berichtet GLAS (1904). Die ursprüngliche Anlage des Jacobsonschen Organs ist eine Epithelverdickung im unteren Abschnitt der vorderen septalen Wandpartie. Erst sekundär kommt es zur Bildung jener sagittal gestellten Furche, an deren hinteren Ende das Epithel in Form einer Röhre caudalwärts fortwächst, wobei zugleich die Furche durch Aneinanderlegung und Verwachsen der Ränder nach vorne zur Röhre abgeschlossen wird.

Die paraseptalen Knorpel und die Jacobsonschen Belegknochen - die medial von den Knorpeln gelegenen Knochen-
spangen - zeigen bei der Ratte eine innige Beziehung zum Jacobsonschen Organ. Ihre Zugehörigkeit zu diesem als Sinnesknorpel und -knochen trotz Einreihung dieser Skelettstücke in den "anulus cartilagineus nasi" kann nicht geleugnet werden.

GLAS fand bei einem Rattenembryo (RE) von 4,2 mm Scheitel-Steiß-Länge bereits die Gliederung der Nase in Blindsack und äußere Öffnung und an der medialen Wand in Form einer Verdickung die vorhandene Bildungsstätte des Jacobsonschen Organs.

Bei einem RE von 7 mm Länge stellt das Jacobsonsche Organ in seinem vordersten Anteil ein weit mit der Nasenhöhle kommunizierendes, an der medialen Seite mit mehrschichtigem Epithel bekleidetes Cavum dar. Seine Einmündungsstelle nimmt etwa die Hälfte der Höhe der medialen Nasen-

wand für sich in Anspruch. In den weiter nach hinten gelegenen Partien, wo der Nasenboden sich vertieft und die membrana bucconasalis den unteren Abschluß bildet, ist das Organ durch ein längsoiales, dem Längsdiameter des Nasencavums parallel laufendes Rohr charakterisiert, welches ringsum mit mehrreihigen hohem Zylinderepithel ausgekleidet ist.

Bei einer Länge des RE von 7,5 mm mündet das Jacobsonsche Organ in den vorderen unteren Winkel; sein offener Teil ist kleiner geworden, die geschlossene Partie hat sich vergrößert. Die Mündung des Organs erfolgt mit kurzem Ductus an dem unteren Ende der medialen Nasenwand bei einer Länge des RE von 11 mm. Ebenso weist die Epithelauskleidung eine Differenzierung zwischen medialer und lateraler Wand auf.

Die medial und von unten das Jacobsonsche Organ umklammernde Mesodermverdichtung zeigt bei dem RE von 15 mm Länge den Beginn knorpeliger Metaplasie. Es ist die erste Anlage des sogenannten paraseptalen Knorpels. Das Organ wächst kaudalwärts beträchtlich an, wobei in diesem Abschnitt die Differenz zwischen medialer und lateraler Epithelbeschaffenheit deutlich hervortritt.

Bei einem RE von 19 mm Länge ist es zu einer Sprossenbildung aus dem dorsalen Pole des Jacobsonschen Organs gekommen - die erste Anlage der dorsalen Drüsen dieses Organs. Die Epitheldifferenzierung zwischen medialer und lateraler Wand hat weiter zugenommen. Medial vom paraseptalen Knorpel und parallel seinem Verlauf befinden sich die Jacobsonschen Belegknochen.

Bei späteren Stadien z. B. RE von 37 mm Länge zeigt sich keine wesentliche Verschiedenheit.

Weitere Daten der Entwicklung des Jacobson'schen Organs bei der Ratte teilt KLEIBER (1937) in seiner Normentafel mit. Am 13. Tag (entsprechend 38 Ursegmenten) ist das Organon vomero-nasale als Grübchen angelegt.

Am 14. Tag ist die Organanlage deutlich schlauchförmig.

3. Problemstellung

Bei den bisher vorliegenden Arbeiten über das Jacobsonsche Organ handelt es sich meist um vergleichend anatomische Beschreibungen zwischen unterschiedlichen Spezies oder um die Morphologie bestimmter Bausteine des Jacobsonschen Organs. Eine umfassende Darstellung der Embryologie besonders unter Anwendung moderner morphologischer Methoden, z. B. Elektronenmikroskopie fand sich in der einschlägigen Literatur bisher nicht. Lediglich GLAS (1904) beschreibt mehrere Embryonalstadien der Ratte. Bei KLEIBER (1937) und bei HAGEMAN (1960) findet man außerdem noch eine kurze Übersicht über die Embryologie des Jacobsonschen Organs bei Ratten. Vor allem vermißt man in der Literatur eine genaue Beschreibung der zeitlichen Sequenz. Nur auf der Grundlage solcher Befunde lassen sich aber embryotoxische Wirkungen auf bestimmte Gewebe beurteilen. Darüber hinaus konnten wir bisher noch keine exakte Definition der Drüsen des Jacobsonschen Organs finden. Aus diesem Grund haben wir bei unserem Rattenstamm die Entwicklung des Jacobsonschen Organs unter besonderer Berücksichtigung der zugehörigen Drüsen und der Nerven untersucht.

II. MATERIAL UND METHODE

Die Tiere entstammen einer Wistar-Inzucht (Fw 69). Sie wurden bei verschobenem Tag-Nacht-Rhythmus gehalten und zwischen 7³⁰ und 9³⁰ verpaart. Da gegen 8⁰⁰ die meisten Weibchen bereits spermien-positiv waren, wurde dieser Zeitpunkt willkürlich als Beginn der Schwangerschaft betrachtet und alle Zeitwerte darauf bezogen.

Die Embryonen entnahmen wir jeweils vormittags an dem Tag 12-21 durch sectio caesarea der narkotisierten Muttertiere. Durch einen ersten Horizontalschnitt wurde der Kopf abgetrennt, durch einen zweiten der Unterkiefer und durch einen dritten in Höhe der Augen der größte Teil der Hirnanlage. Diese Teile fixierten wir sofort in einer modifizierten Karnovsky-Lösung (3 % Glutaraldehyd + 3 % Paraformaldehyd in 0,2^m Cacodylat-Puffer) und nach dem Waschen in der Puffer-Lösung in 1 % O_SO₄-Lösung. Die Entwässerung erfolgte in der Acetonreihe, die Einbettung in Mikropal (Fa. Ferak, Berlin). Das Oberkieferstück mit Nasenscheidewand etc. wurde dabei in toto flach auf eine vorpolymerisierte Mikropalplatte gelegt und dann mit flüssigem Mikropal vorsichtig übergossen (sog. Platteneinbettung). Bei späterem Anschneiden ist dadurch eine genaue Justierung entsprechend einem Quer- oder Längsschnitt möglich.

Schnittherstellung: L K B - und REICHERT - Mikrotome

Kontrastierung: Uranylacetat-Bleicitrat

Aufnahmen: ZEISS EM 10 und SIEMENS Elmiskop 101.

Die Aufnahmen (Primärvergrößerung 1000 - 30 000) wurden anschließend zur Auswertung 3 1/2 x vergrößert. Zur lichtmikroskopischen Kontrolle und Orientierung im elektronenmikroskopischen Schnitt stellten wir etwa 1 μ dicke Schnitte her (sog. Semidickschnitte) und färbten sie mit einer 1 % alkoholischen Giemsa-Lösung mit Boraxzusatz. Der Farbstoff ist zwar ungereinigt und enthält verschiedene Stoffe, doch stellt er die Strukturen mit genügender Deutlichkeit dar. Für die eigentlichen lichtmikroskopischen Untersuchungen benutzten wir unzerschnittene Ganzköpfe. Sie wurden nach Fixierung mit BOUIN'scher Lösung in Paraplast eingebettet, dann entweder längs oder quer in Serie geschnitten, unter Beachtung der genauen Reihenfolge aufgezogen und schließlich mit H. E., Azan oder PAS gefärbt.

III. BEFUNDE

a) Lichtmikroskopisch

Tag 13 (Abbildung 1 und 2)

Die Entwicklung des Jacobsonschen Organs beginnt bei unseren Rattenembryonen am Tag 13 mit einer lokalisierten Einbuchtung in Form einer Grube am unteren Teil der mittleren Nasenwand. Dieser Epithelbereich ist zunächst durch eine Epithelverdickung gekennzeichnet. Die Verdickung beruht auf einer Verlängerung der Zellen. Dadurch bildet sich bald eine Mehrreihigkeit aus. In diesem Bereich verschwindet auch die oberflächliche flache Epithelschicht, das sog. Periderm.

Tag 14 (Abbildung 3 bis 8)

Am Tag 14 stellt das Jacobsonsche Organ in seinem vordersten Anteil ein weit mit der Nasenhöhle kommunizierendes Cavum dar. In dem hinteren Anteil - wo der Nasenboden sich vertieft und die membrana bucconasalis den unteren Abschluß bildet - ist das Jacobsonsche Organ ein flach längsoiales, dem Längsdiameter des Nasencavum parallel laufendes Rohr. Die Epithel-
auskleidung ist noch in allen Bereichen des Hohlorgans gleichmäßig dick.

Erstmalig finden sich auch im lichtmikroskopischen Auflösungsbereich zahlreiche wohlausgebildete Nervenfasern in der Gegend des Jacobsonschen Organs, die sowohl im Frontal- besonders aber im Sagittalschnitt sichtbar sind. Sie zeigen am oberen Rand nahe dem Septum, d. h. medial mit dem Organ eine Verbindung und strahlen in Richtung auf die Frontalbereiche der Schädelbasis aus. Besonders weite Gefäße sind noch nicht nachweisbar.

Tag 15 (Abbildung 9 bis 25)

Das Lumen des Jacobsonschen Organs ist jetzt im Querschnitt schüssel- oder nierenförmig, wobei die Konvexität dem Septum zugewandt ist. Das Epithel ist jetzt im medialen Anteil deutlich dicker als an der lateralen Wand. Die Längsausdehnung des Organs übertrifft die Höhe um das 2 oder 3-fache. Das Wachstum des Rohres in der Länge hat damit deutlich zugenommen. Der ventrale Anteil hat sich zum Ausführungsgang in die Nasenhöhle verengt. Die Nervenfasern sind kräftig ausgebildet.

Tag 16 (Abbildung 26 bis 29)

Am Tag 16 ist die konkave Einbuchtung des Lumens von lateral ausgeprägter. Die mediale Epithelauskleidung hat an Dicke deutlich zugenommen. Außer einer allgemeinen Größenzunahme besonders in der Längsrichtung finden sich gegenüber dem Embryonaltag 15 keine deutlichen Veränderungen.

Tag 17 (Abbildung 30 bis 35)

Das Organ hat weiter an Größe zugenommen. Im Frontalschnitt erscheint die Krümmung noch ausgeprägter, so daß sich in mehreren Sagittalschnitten das Organ als zwei übereinander liegende Hohlräume darstellt. Die Epithelauskleidung ist im medialen Blatt deutlich dicker als im lateralen, Diese Verdickung beruht auf einer ausgeprägteren Mehrreihigkeit des medialen Blattes. Die Nervenfasern sind noch kräftiger ausgebildet; auf den Sagittalschnitten lassen sie sich von der Verbindung zum oberen Rand des Jacobsonschen Organs bis hin zum Frontalbereich der Schädelbasis verfolgen. Am caudalen Ende des schlauchförmigen Organs finden sich jetzt erstmals großlumige Gefäße.

Tag 18 (Abbildung 36 bis 42)

Die Ausdehnung des Lumens des Jacobsonschen Organs zeigt gegenüber dem 17. Tag keine Veränderung mehr und hat somit seine wesentliche Bildungsphase abgeschlossen. Damit ist die endgültige Form jetzt erreicht. Das Epithel und die Nervenfasern zeigen ebenfalls keine Veränderungen mehr. Die Lage der Längsachse des Organs hat sich so verändert, daß die hinteren Anteile des Organs mehr medial, d. h. septumnah liegen. Erstmalig finden wir auf den Serienschnitten vom Tag 18 Drüsenanschnitte. Auf den Sagittalschnitten im lateralen Bereich, in dem sich das Jacobsonsche Organ als zwei langgezogene übereinander liegende Hohlräume darstellt, zeigt sich der erste Drüsenanschnitt deutlich oberhalb des vorderen Drittels des Organs. Bei den weiter medial gelegenen Sagittalschnitten nimmt die Größe des Drüsenanschnittes deutlich zu (obere Reihe).

Zusätzlich finden wir auf den septal gelegenen Sagittalschnitten einen Drüsenanschnitt dicht oberhalb des vorderen Anteils des Jacobsonschen Organs (untere Reihe). Dieser Drüsenanschnitt ist jedoch wesentlich kleiner als der zuerst beschriebene Drüsenanschnitt der oberen Reihe. Der Größenunterschied der oberen und unteren Drüsenreihe wird besonders anhand der Sagittal-Serienschnitte deutlich, auf denen die obere Reihe bereits weit lateral erscheint und bis Septumnähe reicht. Die Drüsen der unteren Reihe münden in den vorderen oberen Anteil des Organs, nahe dem Ausführungsgang des Jacobsonschen Organs in die Nasenhöhle.

Tag 19 (Abbildung 43 bis 46)

Mit dem Auftreten des Organs auf den lateralen Sagittalschnitten zeigt sich gleichzeitig ein Drüsenanschnitt der oberen Reihe. Die Zunahme der Größe und der Anzahl der Drüsenanschnitte ist im Vergleich zum Tag 18 sehr erheblich, so daß eine Differenzierung in obere und untere Drüsenreihe nicht mehr möglich ist. Der Ausführungsgang dieses Drüsenlagers mündet in den vorderen oberen Anteil des Jacobsonschen Organs.

Neben diesem Drüsenlager oberhalb des Jacobsonschen Organs finden wir am Tag 19 einen weiteren Drüsenanschnitt (hintere Enddrüse). Auf den nahe dem Septum gelegenen Sagittalschnitten, auf denen nur noch der mediale hintere Anteil des Jacobsonschen Organs dargestellt wird, liegt die angeschnittene Drüse in unmittelbarer Nähe des blindsackförmig endenden Organs. Die Drüsenanschnitte dieser hinteren Enddrüse setzen sich weiter nach septal fort als das Jacobsonsche Organ.

Tag 20 (Abbildung 47 bis 52)

Das Drüsenlager oberhalb des vorderen Anteils des Jacobsonschen Organs hat weiter deutlich an Größe zugenommen, wohingegen die hintere Enddrüse nur geringe Wachstumstendenz zeigt. Die Mündung des Ausführungsganges der hinteren Enddrüse in das Jacobsonsche Organ ist jetzt deutlich erkennbar.

Tag 21 (Abbildung 53 bis 60)

Es ist ein weiteres Größenwachstum aller Drüsenanschnitte erfolgt. Das obere Drüsenlager hat sich mehr nach dorsal ausgedehnt, so daß nahezu das gesamte Jacobsonsche Organ im oberen Anteil von Drüsen bedeckt ist, die alle im vordersten oberen Teil des Organs münden. Die Größenausdehnung der hinteren Enddrüse erfolgt im septumnahen Bereich.

b) Elektronenmikroskopisch

Die Anfangsphasen der Entwicklung des Jacobsonschen Organs sind im elektronenmikroskopischen Bild den Verhältnissen der übrigen Bezirke der Nasenschleimhaut vergleichbar. Sie sind in allen Einzelheiten bereits in den Arbeiten von BLUNK (1970), NEUNER (1969), JANSSEN (1972), BALDUS (1969) und STEIN (1970) geschildert und sollen deshalb hier nicht berücksichtigt werden.

Bereits am Tag 14 sind Veränderungen elektronenmikroskopisch zu erfassen, die das mediale Blatt des Jacobsonschen Organs betreffen. Sie sind aber zunächst unspezifisch im Sinne einer Entstehung eines mehrreihigen Epithels. Auf eine eingehende Beschreibung soll ebenfalls verzichtet werden.

Da für die Fragestellung dieser Arbeit die Zeit um die Geburt wichtig ist, werden in der folgenden Beschreibung nur die Perioden kurz vor (Tag 20) und kurz nach (Tag 1 postnatal) der Geburt behandelt.

Am Tag 20 besteht das mediale Blatt des Jacobsonschen Organs aus einem sehr hohen und ausgeprägten vielreihigen Epithel (Abb. 61). Die Epithelbindegewebsgrenze verläuft bis auf die Stellen, an denen die Axonbündel herausziehen (s.weiter unten) glatt. In einem Abstand von etwa 300 Å zieht die 300-400 Å dicke Basalmembran parallel zur basalen Zellmembran des Epithels. Die Packung der Zellen ist sehr dicht. Interzellularräume, die bereits bei niedrigen Vergrößerungen ins Auge fallen würden, finden sich nicht. Der Verlauf der Zellmembranen ist auf großen Strecken glatt und geradlinig. Die Membranen benachbarter Zellen ziehen deshalb meistens parallel zueinander. Der Abstand zwischen den äußeren Lamellen der Membranen beträgt meistens 170-200 Å. An einzelnen Stellen nähern sich die äußeren Lamellen auf weniger als 100 Å ("close contact", "gap junction"). Nur sehr selten einmal verschmelzen die Membranen unter Verlust des Interzellularspalt. Besondere Kontaktdifferenzierungen im Sinne von Desmosomen lassen sich nicht nachweisen. In der Nähe des Lumens allerdings finden sich Cytoplasmaverdichtungen, die typisch für diese Haftstellen sind. Bei höherer Vergrößerung stellt sich aber heraus, daß nur einige kleine Desmosomen-ähnliche Bezirke mit einem verdichteten Interzellularspalt von 200 Å Breite vorhanden sind. In den übrigen Kontaktzonen mit Cytoplasmaverdichtungen sind sie höchstens 100 Å breit. Es handelt sich also um eine besondere Form der "close contacts" oder "gap junctions".

Am Tag 20 lassen sich bereits in dem mehrreihigen Epithel im elektronenmikroskopischen Bild Sinnes- und Stützzellen unterscheiden (Abb. 61). Die Sinneszellen sind bereits deutlich gestreckt. Ihre dendritischen Fortsätze zum Lumen hin stellen bereits langgestreckte, etwa 0,2-0,4 µm breite Fortsätze dar. In zufälligen Serienschnitten zeigt sich, daß es

sich um runde, höchstens ovale Fortsätze handeln muß. Am Lumen treiben sich ihre Endabschnitte etwas auf und deuten bereits die späteren, nur etwas ausgeprägteren Endkolben an. Die dendritischen Fortsätze, bis in die sich entwickelnden Endkolben hinein, sind charakterisiert durch den Gehalt an Filamenten ($\sim 50 \text{ \AA}$) und Mikrotubuli ($300 \text{ \AA}$).

An der Oberfläche lassen sich elektronenmikroskopisch neben den eben geschilderten dendritischen Fortsätzen noch zwei Fortsatztypen unterscheiden:

1. plumpe Fortsätze, die zahlreiche $0,1 \mu\text{m}$ breite und $0,6-0,8 \mu\text{m}$ lange Microvilli tragen (Abb. 61 und 64) und
2. ebenso plumpe Fortsätze, die weitgehend Microvilli frei sind.

Dafür finden sich zu diesem Zeitpunkt zahlreiche elektronendichte, röhrenförmige Basalkörperchen, die in den verschiedensten Anschnittswinkeln getroffen sein können. Vereinzelt sitzen diese Basalkörperchen bereits unter der apikalen Zellmembran und haben eine typische Kinocilie gebildet. So weit wir sehen konnten, kommt jeweils pro Zelle nur eine Kinocilie vor. Die Zahl der regellos lokalisierten Basalkörperchen kann dagegen beträchtlich groß sein, z. B. 10 in einer Ausschnittsfläche.

Typisch für die Oberfläche des medialen Blattes des Jacobsonschen Organs ist ein stark ausgebildeter Oberflächenfilm ("surface coat"). Er besteht aus einem etwa $300 \text{ \AA}$ dicken Film aus granulären und filamentären Elementen, die der äußeren Lamelle der Zellmembran aufsitzen bzw. in das Lumen ausstrahlen. Der Oberflächenfilm ist besonders stark auf den Zellen ausgebildet, die zahlreiche Mikrovilli tragen (Abb 64).

In den sehr dünnen elektronenmikroskopischen Schnitten ($\sim 500 \text{ \AA}$) ist es unmöglich, eine der langgestreckten Zellen von ihrer Verankerung an der Lumenoberfläche bis hin - wenn es sich um eine Sinneszelle handelt - zu den Axonen, die den Epithelverband verlassen, zu verfolgen. Deshalb gelingt es nicht sicher, basale Zelltypen oder Strukturen den entsprechenden apikalen Verhältnissen zuzuordnen. Aus Einzelbefunden scheint aber hervorzugehen, daß die Mikrotubulihaltigen Fortsätze zu Zellen gehören, die bereits einige Hohlräume des rauhen endoplasmatischen Retikulums enthalten. Es überwiegen aber, wie auch in allen anderen Zellen dieser Region die freien Ribosomen in Polysomenform. Daneben kommen noch einige Mitochondrien vom Crista-Typ mit wenig Matrix, ein kleiner Golgiapparat und vereinzelte kleine Vakuolen mit Granula vor. Der plump oder gestreckt ovale Kern hat ein aufgelockertes Karyoplasma, aus dem sich nur vereinzelte kleine Chromatinverdichtungen und ein bis höchstens drei Nucleoli in einer Schnittebene hervorheben.

In den Mesenchym-nahen, d. h. basalen Epithelbereichen lassen sich schon eindeutige Axone (Abb. 65) nachweisen. Ihre Form im Querschnitt ist weitgehend rund. Die Kontur kann aber in dicht gepackten Bündeln durch den Druck benachbarter Axone verformt sein. Ihr Durchmesser schwankt von $700 \text{ \AA}$ bis 1μ . Neben einzelnen kleinen Mitochondrien und kleinen membranbegrenzten Hohlräumen sind sie durch den Gehalt an Filamenten ($\sim 50 \text{ \AA}$) charakterisiert. In solchen Axonbündeln können 3 bis 30 Einzelaxone parallel zueinander verlaufen. Schon im Epithelverband können diese Axonbündel - besonders die großen - von einer Zelle fast kontinuierlich umhüllt sein. Die umhüllenden Cytoplasmaplatten entsprechen in den morphologischen Merkmalen den Schwann'schen Zellen des peripheren Nervensystems dieses Entwicklungsstadiums.

Die morphologischen Kennzeichen sind die Armut an Organellen, besonders Ribosomen und die geringe Elektronendichte. Nach dem Durchbrechen der Axonbündel in den mesenchymalen Interzellularraum hinein entsprechen sie dem üblichen elektronenmikroskopischen Bild: Ein Bündel Filament-haltiger Axone, das von einer breiten Cytoplasma-platte - einer Schwann'schen Zelle-umhüllt ist. Von dieser Schwann'schen Hülle dringen zahlreiche Fortsätze in das Bündel ein und isolieren die Axone.

Neben diesem Zelltyp mit dendritischen und axonalen Fortsätzen gibt es noch andere Zellen, die offenbar noch nicht so weit differenziert sind. Es scheint berechtigt, sie der Gruppe der Stützzellen zuzuordnen. Ihr Cytoplasma ist unauffällig und enthält wesentlich und in großer Zahl freie Ribosomen. Der Kern entspricht den bereits bei der vorigen Zellart geschilderten Verhältnissen. Auch hier spielt natürlich die bereits weiter oben diskutierte Schwierigkeit der Schnittdicke eine Rolle, da eine exakte Zuordnung nicht möglich ist. Es gelang aber, Zellen während der Teilung zu erfassen, die dicht unter dem Lumen lagen (Abb. 61 und 62). Diese Lokalisation aber ist typisch für die Stützzellen dieses Epithelverbandes.

Am Tag 1 nach der Geburt haben sich die Verhältnisse am Lumen mit ihren verschiedenen Fortsatztypen - Endkolben, Fortsätze mit Mikrovilli bzw. mit Kinocilien - nicht geändert. Auch die allgemeine Morphologie des Epithelverbandes ist nicht wesentlich verschieden von der des Tages 20. Deutliche Veränderungen im Sinne einer Reifung haben die Nerven durchgemacht. Hier haben jetzt die Schwann'schen Zellen jeden einzelnen Axon fast vollständig isoliert und die Myelinisierung hat eingesetzt.

Die Drüsen (Abb. 68 bis 71) zeigen noch zu dem hier berücksichtigten Zeitpunkt an den Spitzen des Schlauches deutliche Proliferationszeichen: Ihre Form ist plump und verbreitert. Ihre Kontur, obwohl immer durch eine kontinuierliche Basalmembran gegen das Mesenchym bzw. Bindegewebe abgegrenzt, ist etwas unregelmäßig und zeigt z.B. Zellen, die sich buckelförmig vorbuchten. Ein Lumen ist hier noch nicht nachweisbar. Ein deutliches Lumen zeigen dagegen am Tag 1 die Abschnitte der Drüse, die weiter zum Jacobsonschen Organ hin liegen. Im Querschnitt sind diese Drüsensschläuche rund und umgrenzt von kubischen Epithelzellen. Im Zentrum liegt das Lumen, in das kleine stummelförmige Fortsätze hineinragen (Abb. 71). Das Cytoplasma enthält bereits alle Organellen und Strukturen, die für die Drüse des erwachsenen Tieres kennzeichnend sind. Es kommen reichlich Hohlräume des rauen endoplasmatischen Retikulums, besonders im basalen Cytoplasmabereich, vor. Supranukleär liegt ein gut ausgebildeter Golgi-Apparat mit einem Hof von Vesikeln und Granula. Die ovalen Mitochondrien sind vom Crista-Typ und enthalten bereits Matrix. Die für uns interessanteste Struktur stellen aber die Sekretgranula im apikalen Teil der Zelle dar. Es können zwei Formen unterschieden werden:

1. elektronendichte, runde Granula, die etwa $0,2 - 0,3 \mu$ groß sind und keine weiteren Innenstrukturen erkennen lassen,
2. größere (bis zu $0,5 \mu$) membranbegrenzte Einschlüsse, die aufgelockert feinfädiges, vernetztes Material enthalten.

Vereinzelte kommen Übergangsformen vor. Hier liegt im Zentrum eines größeren Einschlusses ein $0,1 - 0,2 \mu$ großes elektronendichtes Granulum, das umgeben ist von dem aufgelockerten, feinfädigen Material.

IV. Diskussion

Durch die licht- und besonders elektronenmikroskopischen Untersuchungen von LUCKHAUS (1969), KRATZING (1971), KOLNBERGER and ALTNER (1971) sowie ALTNER et al. (1970) konnte der olfactorische Charakter der Schleimhaut des medialen Blattes des Jacobsonschen Organs klar erwiesen werden. Damit wurden die Unsicherheit über die funktionelle Bedeutung dieses Organs gerade bei den häufig als Laboratoriumstiere benutzten Rodentia und ein alter Streit im histologischen Schrifttum endgültig beendet (MATTHES, 1934; V.MIHALKOVICZ, 1899; ZUCKERKANDL, 1910; BROMAN, 1920; V.NAVRATIL, 1926 und KERKHOFF, 1924). Auch die hier gezeigten Bilder bestätigen die Resultate dieser Vorarbeiten. Bereits kurz vor der Geburt, d. h. am Tag 20 unseres Zeitschemas, finden sich identifizierbare Streckungen der Epithelzellen innerhalb des Epithelverbandes mit Endkolben oder Riechkegeln am Lumen. Besonders deutlich sind aber außerhalb des Epithelverbandes im Bereich des periepithelialen Mesenchyms Axonbündel zu diesem Zeitpunkt schon zu erkennen. Lumenwärts haben sich die Stützzellen mit vielen Mikrovilli und Basalkörperchen bereits etabliert. Ähnlich konfigurierte unreife Sinneskolben der Sinneszellen lassen sich von den Stützzellen durch das Vorkommen von typischen Kinocilien unterscheiden (SEIFERT und ULE, 1967; GRAZIADEI, 1965, 1971 und ANDRES, 1966). Ohne jeden Zweifel ist der olfactorische Anteil der Schleimhaut des Jacobsonschen Organs bereits zum Zeitpunkt der Geburt aus morphologischer Sicht weitgehend differenziert. Allerdings kann allein aus dem morphologischen Bild nicht abgelesen werden, ob die Verbindung mit höheren Zentren schon hergestellt und damit das System funktions-tüchtig ist. Vorstellungen über den Funktionsbeginn des Organs

sind noch nicht veröffentlicht worden. Höchstens KRATZING (1971) berichtet über ein differenziertes Riechepithel bei noch säugenden Ratten. Das Fehlen genauer Angaben ist wesentlich durch methodisch-technische Schwierigkeiten zu erklären. Lichtmikroskopisch gelingt es nicht, funktionale Aussagen zu machen. Für direkte funktionsphysiologische Untersuchungen stehen keine geeigneten Methoden zur Untersuchung früher postnataler oder sogar foetaler Tiere zur Verfügung. Hier schließt die Elektronenmikroskopie eine Lücke (MERKER, 1964, 1969). Mit dieser Methode lassen sich die Strukturen darstellen, deren Vorhandensein für die jeweils spezifische Funktion Voraussetzung sind. Sinneskolben, Cilien, Mikrotubuli in den Dendriten, Axonbündel und Gliederung des Epithels sowohl in Sinnes- als auch in Stützzellen sprechen in Analogie zur fertigen Riechschleimhaut eindeutig für die lokale Fähigkeit zum Funktionsbeginn. Physiologische Untersuchungen zur Funktionsprüfung dieses Systems schon in utero scheinen deshalb durchaus sinnvoll zu sein und würden gewisse Rückschlüsse auf ein Rückkopplungssignal von der Zusammensetzung der Amnionflüssigkeit her zulassen.

Solche Überlegungen, so ungewohnt sie auch zunächst sein mögen, drängen sich auf, wenn man den überraschend frühen Beginn der Differenzierung dieses speziellen ektodermalen Epithelverbandes berücksichtigt. Nach eigenen Untersuchungen in Zusammenarbeit mit MERKER strecken sich am Tag 13 die Epithelzellen im medialen Anteil der Epitheleinstülpung des Jacobsonschen Organs und bauen dadurch einen mehrreihigen Zellverband auf. Ein Tag später, am Tag 14, beginnt bereits die Dendritenentwicklung, die Bildung der Kinocilien bzw. der Mikrovilli und erste Axone können sowohl innerhalb als auch außerhalb der Basalmembran beobachtet werden. Dieser frühe morphologische Differenzierungsbeginn sagt allerdings zunächst

nichts über den Zeitpunkt des Abschlusses dieses Vorgangs und des eigentlichen Funktionsbeginns aus. Auch im Bereich der Augenanlage ist am Tag 13 die Linsenbläschenbildung abgeschlossen und die Streckung der Linsenfasern in vollem Gange (HEIDEKRÜGER, 1973). Der Augenbecher beginnt sich in seine zwei unterschiedlichen Blätter zu differenzieren. Ab Tag 14 ist die Bildung und das Wachstum der Axone in vollem Gange (BEYER, 1975; MERKER, persönliche Mitteilung). Die nachfolgende Myelinisierung, die Verknüpfung der verschiedenen Abschnitte der Sehbahn und anschließend die Ausreifung des Sehentrums verzögern dann aber die weitere Entwicklung. Der frühe Funktionsbeginn des Riechsystems, bereits am Tag der Geburt bei diesen Tieren, ist aber bei Beobachtungen ihres Verhaltens leicht zu erschließen.

Über die Faktoren, die einen Reifungsprozeß auslösen und dann später steuern, ist im Falle des Jacobson'schen Organs nichts Sicheres bekannt. Die genetische Prägung dieser Vorgänge ist eindeutig. Die Existenz einer genetischen Steuerung besagt aber noch nichts über die Mechanismen, die schließlich den genetischen Code realisieren. Zum besseren Verständnis dieser Vorgänge können zwei morphogenetische Entwicklungen unterschieden werden:

1. die geordnete Proliferation, Einstülpung und Formung des Epithels in die Nasenscheidewand und
2. die Spezialisierung des ektodermalen Nasenhöhlenepithels in Sinneszellen und Stützzellen.

Zu Punkt 1 können einige Überlegungen und Ergebnisse zitiert werden, die bei Untersuchungen anderer Spezialisierung epithelialer Verbände, die in enger Cooperation mit dem Mesenchym ablaufen, gewonnen wurden. Hier sind die Entwicklung

der Drüsen, der Haare, der Nägel, der Zähne und der Zungenpapillen zu nennen (BALDUS, 1969; BLUNK, 1970; JANSSEN, 1972 und MÖLLER, 1975; Literatur siehe besonders PANNIER, 1975; KOLLAR, 1966 und HESS, 1973). Zur Erklärung der geordneten Epithelproliferationen in das Mesenchym hinein werden - wenn man von den klassischen Beispielen der Induktion, wie z. B. Neuralrohrbildung und Linsenentwicklung absieht - immer wieder Bestandteile der mesenchymalen Interzellulärsubstanz und auch ein Einfluß von Nerven diskutiert. Die mesenchymale Interzellulärsubstanz könnte auf zwei Wegen die geordnete Epithelproliferation steuern: 1. Durch chemische Reize (LIPPMAN, 1965; HAY und MEIER, 1974 und MORRISON et al. 1965). Offenbar sind bestimmte Proteoglykane in der Lage, stimulierend oder aber hemmend auf das Epithel einzuwirken. Wenn man sich ein Mosaik oder eine lokale Häufung solcher Substanzen vorstellt, wären derartige Proliferationsmuster erklärbar.

2. Durch mechanische Eigenschaften. Die aggregierten Strukturen der kollagenen Makromoleküle (Filamente, Fibrillen, Fasern) bilden ein mechanisch widerstandsfähiges dreidimensionales Netzwerk, das in der Lage ist, dem Proliferationsdruck des Epithels an bestimmten Stellen Widerstand zu leisten (MÖLLER, 1975; BORGHESE, 1950; GROBSTEIN, 1953; GROBSTEIN and COHEN, 1965). Bei der Entwicklung des typischen Verzweigungsmusters der Drüsen spricht man in diesem Zusammenhang sogar von einer kollagenen "Zwangsjacke". Über die Wirkungsweise der Nerven bei diesen Prozessen ist wenig Sicheres bekannt. Ihre Fähigkeit zur morphogenetischen Beeinflussung des Epithels ist aber durch die Resultate aus Untersuchungen der Linsenentwicklung gut bekannt.

Es scheint sich hier um eine Beeinflussung über einen chemischen Mechanismus zu handeln (HEIDEKRÜGER, 1973). Welcher Art die dabei wichtigen Substanzen sind, ist nicht bekannt. Es könnte sich um die üblichen Transmitterstoffe handeln (PANNIER, 1975). So wird die trophische Wirkung der Nerven auf die Muskeln dem Acetylcholin zugeschrieben (ZALEWSKI, 1974a; 1974b; GUTH, 1969; TORREY, 1940).

Es liegen aber bisher keine Befunde über die Entwicklung des Jacobsonschen Organs unter diesem Aspekt vor, so daß eine Aussage über die Mitwirkung der verschiedenen Faktoren auch bei der Entstehung dieser ektodermalen Epitheldifferenzierung nicht sicher möglich ist. Auch die elektronenmikroskopischen Befunde führen hier nicht weiter. Die mesenchymale Interzellulärsubstanz besteht zwar auch hier aus Kollagen- und Proteoglykanstrukturen. Ihre Bedeutung bei den ablaufenden Proliferations- und Formbildungsvorgängen kann aber allein deskriptiv-morphologisch nicht erschlossen werden. Die in der näheren Umgebung des Jacobsonschen Organs lokalisierten Axone stammen ab Tag 14 sicher zum größten Teil aus dem Epithelverband. Mögliche efferente Fasern, die eine morphogenetische Auslöserfunktion haben könnten, lassen sich nicht morphologisch davon unterscheiden. Vor dem Tag 14 sind keine Nerven in der Umgebung des Jacobsonschen Organs zu erfassen. Diese Frage muß deshalb zunächst offen bleiben.

Ähnliche Überlegungen können für die 2. Entwicklung - die Differenzierung des medialen Blattes des Organs zu Sinnes- und Stützzellen - angestellt werden. Auch hier können höchstens Erfahrungen und Resultate von anderen Epitheldifferenzierungen, besonders der regio olfactoria, zu Analogieschlüssen herangezogen werden. Bei der Prägung ektodermaler Abkömmlinge

zu nervösen Geweben spielt, wie bei der Neuralrohrbildung zu beobachten ist, das Mesenchym (Chorda) eine wichtige Rolle (WEISS, 1939). Ob hier ähnliche Beeinflussungen ablaufen, läßt sich morphologisch nicht ablesen.

Ein besonderes Problem stellen beim Jacobsonschen Organ sowohl während der Entwicklung als auch im ausgereiften Zustand die Drüsen dar. Zunächst erscheint einleuchtend, daß diese Drüsen - ähnlich wie bei den Geschmackspapillen der Zunge-Spülindrüsen darstellen. Etwas verwirrend ist aber das Fehlen eines ähnlichen Mechanismus im Bereich der regio olfactoria. Bei der Durchsicht der Literatur kann man aber Vorstellungen über die Funktion dieses Riechorgans kennenlernen, die eine Erklärung dieses Unterschiedes ermöglichen. BROMAN (1920) vermutet, daß es sich um das für das Landleben akkommodierte alte Wassergeruchsorgan der Wirbeltiere handelt. Andere Autoren (KERKHOFF, 1924; KOLMER, 1927; ZUCKERKANDL, 1910; KNAPPE, 1964) sind sich zumindest darin einig, daß der Hohlraum des Organs dauernd wassergefüllt ist. Es wäre deshalb sinnvoll, den Inhalt des Hohlraums jeweils wieder zu wechseln und auszuspülen. Falls es sich bei den im Jacobsonschen Organ mündenden Drüsen um Spülindrüsen in diesem Sinne handelt, müßte es sich vorwiegend um seröse, also dünnflüssiges Sekret produzierende Drüsen handeln. Exakte histochemische und elektronenmikroskopische Angaben fehlen aber hier noch in der vorliegenden Literatur (BROMAN, 1920). Unsere elektronenmikroskopischen Befunde sprechen tatsächlich in dieser Richtung. Zunächst sind diese Drüsen noch undifferenziert und zeigen keine Funktionsmerkmale. Die Differenzierung erfolgt zum Zeitpunkt der Geburt ebenso wie die des eigentlichen Epithels des Jacobsonschen Organs. Das Sekretionsprodukt besteht zunächst

aus elektronendichten Granula. Solche Granula sind typisch für seröse Drüsenzellen (MERKER, 1967; MÖLLER, 1975). Es lassen sich aber auch einige Auflockerungserscheinungen elektronenmikroskopisch erfassen. Solche Bilder sind von mukösen Drüsen bekannt (MERKER, 1967). Eine Sekretionskomponente, die einen Mukopolysaccharidanteil besitzt, kann deshalb vermutet werden. Allerdings ist die scharfe Trennung zwischen den beiden Drüsenarten, die in der Histologie durchgeführt wurde, vom biochemischen Standpunkt nicht mehr aufrechtzuerhalten. Auch eine klassische seröse Drüse wie der Pankreas enthält in seinen Sekretgranula Mukopolysaccharide. Diese Substanzen stellen offenbar eine Matrix oder Grundsubstanz dar, an die die Enzyme bzw. Eiweiße des Sekretes gebunden sind - und im Fall des Pankreas auch inaktiviert sind (MERKER, 1967; persönliche Mitteilung). Es können also auch alle Übergänge postuliert werden. Während ein proteinhaltiges und flüssigkeitsreiches Sekret als Spülmittel wirken kann, läßt sich auch für die Mukopolysaccharide - den Schleim der alten Histologen - eine Funktion vermuten. Die Oberfläche der Epithelzellen des Jacobsonschen Organs weisen einen typischen Belag auf, den sog. "surface coat" (RAMBOURG, 1971). Er könnte zu einem gewissen Teil, da Becherzellen hier fehlen, von diesen Drüsen produziert und zur Verfügung gestellt werden.

V. Zusammenfassung

Von Embryonen des Rattenstammes Wistar wurden Serienschnitte von den Köpfen der einzelnen Embryonalstadien zur lichtmikroskopischen Untersuchung angefertigt. Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden Präparate des Nasenhöhlenbereichs der späten Embryonalstadien und frühen postnatalen Phase im sog. Platteneinbettungsverfahren hergestellt und die Untersuchungen am Zeiss EM 10 und Siemens Elmiskop 101 durchgeführt.

Die lichtmikroskopischen Untersuchungen ergaben, in Übereinstimmung mit der vorliegenden Literatur, das erste Auftreten des Jacobsonschen Organs oder Organon vomero-nasale am Tag 13 als Epithelverdickung und lokalisierte Einbuchtung am unteren Teil der mittleren Nasenwand. Am Tag 14 finden sich wohlausgebildete Nervenfasern im Bereich des Jacobsonschen Organs. Die Epitheldifferenzierung der medialen und lateralen Wand erfolgt einen Tag später. Am Tag 18 hat das Organ seine endgültige Form erreicht. Zu diesem Zeitpunkt treten oberhalb des Organs die Drüsen der oberen und unteren Reihe auf. Die hintere Enddrüse ist erst am Tag 19 nachweisbar. Bis zur Geburt erfolgt eine weitere Größenzunahme aller Drüsen.

Durch die elektronenmikroskopischen Untersuchungen konnte der olfactorische Charakter der Schleimhaut des medialen Blattes des Jacobsonschen Organs klar erwiesen werden. Bereits kurz vor der Geburt lassen sich Sinneszellen mit Sinneskolben und typischen Kinocilien von Stützzellen differenzieren. Die dendritischen Fortsätze der Sinneszellen

sind charakterisiert durch den Gehalt an Filamenten und Mikrotubuli. Im Bereich des periepithelialen Mesenchyms sind zu diesem Zeitpunkt Axonbündel deutlich erkennbar, umhüllt von Cytoplasmaplatten, die den Schwann'schen Zellen des peripheren Nervensystems entsprechen. Am Tag 1 nach der Geburt haben die Nerven eine deutliche Veränderung im Sinne einer Reifung durchgemacht.

Zum Zeitpunkt der Geburt kommt es zur Differenzierung der Drüsen und Ausbildung von Funktionsmerkmalen. Das Sekretionsprodukt besteht aus elektronendichten Granula - typisch für seröse Drüsenzellen; ebenso sind auch aufgelockerte Granula zu erkennen, die von mukösen Drüsen bekannt sind. Auffallend ist ein typischer Belag der Oberfläche der Epithelzellen des Jacobson'schen Organs, der von diesen Drüsen produziert werden könnte.

VI Bildmaterial

a) Lichtmikroskopische Befunde

Die folgenden Bilder wurden am Photomikroskop ZEISS angefertigt. Es lagen Serienschnitte von Rattenembryonen verschiedener Stadien vor. Die Schnittführung erfolgte in der Frontal- oder Sagittalebene.

O	=	Organon vomero-nasale (Jacobsonsches Organ)
N	=	Nasenhöhle
A	=	Augenanlage
S	=	Septum (Nasenseptum)
M	=	Mundhöhle
Z	=	Zunge
G	=	Gehirnanlage
F	=	Nervenfasern
U	=	Ausführungsgang
Dl	=	laterale Nasendrüse
JK	=	Jacobsonscher Knorpel
Do	=	Drüse der oberen Reihe
Du	=	Drüse der unteren Reihe
De	=	Enddrüse des Jacobsonschen Organs

Frontalschnitt durch den Kopf eines Rattenembryonen

Tag 13

Abbildung 1 und 2

Abbildung 1

Schnitt in Höhe der primären

Nasenhöhle. In Form einer

Epithelverdickung befindet

sich an der medialen Wand

die Bildungsstätte des

Jacobsonschen Organs.

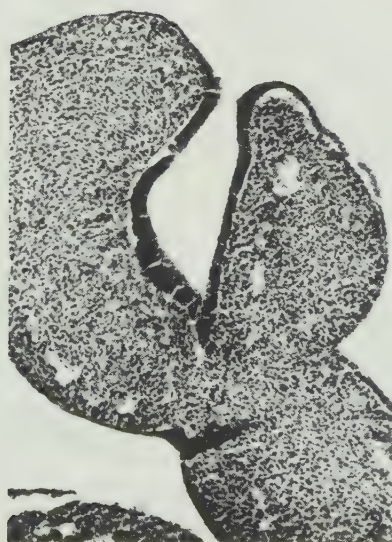
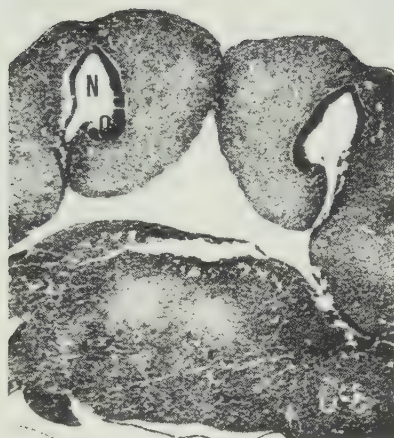
Vergrößerung 56-fach

Abbildung 2

Weiter vorn von Abb. 1 gelegener

Frontalschnitt.

Vergrößerung 224-fach



Frontalschnitt durch den Kopf eines Rattenembryonen
Tag 14

Abbildung 3 bis 6 (Vergrößerung 56-fach)

Abbildung 3 und 4

Maximum der Kommunikation des
Organon vomero-nasale mit der
Nasenhöhle.

Abbildung 5 und 6

Weiter caudal von Abb. 3 gelegener
Schnitt.

Organon vomero-nasale als schlauch-
förmiges Gebilde im Querschnitt
sichtbar.



Sagittalschnitt durch den Kopf eines Rattenembryonen

Tag 14

Abbildung 7 bis 8

Abbildung 7

Organanschnitt im paraseptalen
Bereich.

Vergrößerung 56-fach

Abbildung 7a

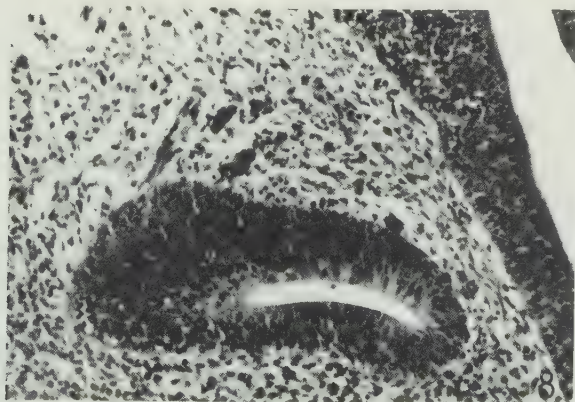
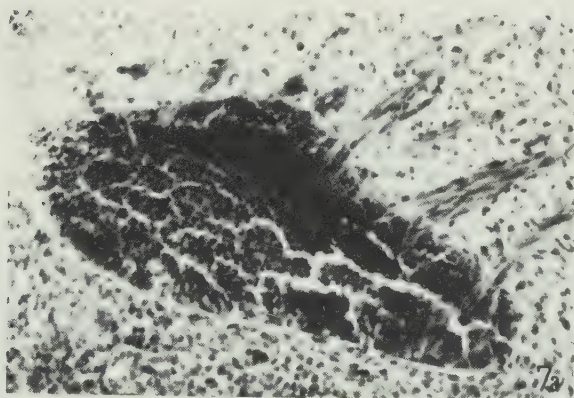
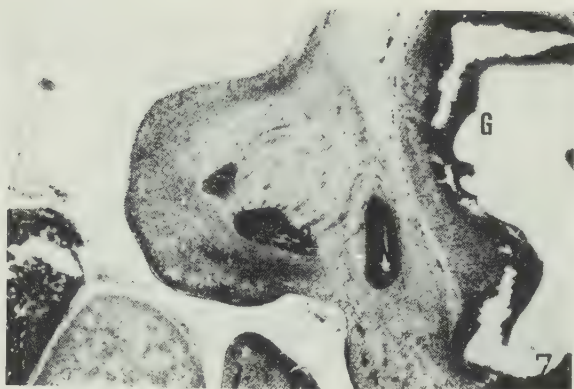
Ausschnitt von 7.

Vergrößerung 224-fach

Abbildung 8

Sagittalschnitt durch das
Jacobsonsche Organ im weiter
lateral gelegenen Anteil.

Vergrößerung 224-fach



Frontalschnitt durch den Kopf eines Rattenembryonen
Tag 15

Abbildung 9 bis 12 (Vergrößerung 56-fach)

Abbildung 9

Vorderer Anteil der Nasenhöhle.

Abbildung 10 und 11

Mündung des Jacobsonschen Organs
in die Nasenhöhle.

Schnitt durch den vordersten
Bereich des Organs.



Abbildung 12

Schnitt durch das schlauchförmige Organ im caudalen Anteil. Im nierenförmigen Querschnitt ist die Epitheldifferenzierung der medialen und lateralen Wand gut sichtbar.

Sagittalschnitte durch den Kopf eines Rattenembryonen
Tag 15

Abbildung 13 und 25 (Vergrößerung 56-fach)

Abbildung 13

Lateraler Nasenseptum-Bereich

Abbildung 14

Im folgenden Serienschnitt
laterale Begrenzung des
Jacobsonschen Organs.



Abbildung 15

Lumen des Jacobsonschen Organs
angedeutet, Nervenfasern sichtbar.

Abbildung 16 und 17

Deutliche Größenzunahme des
Organs. Die Nervenfasern sind
wohlausgebildet und strahlen in
Richtung auf die Frontalbereiche
der Schädelbasis.

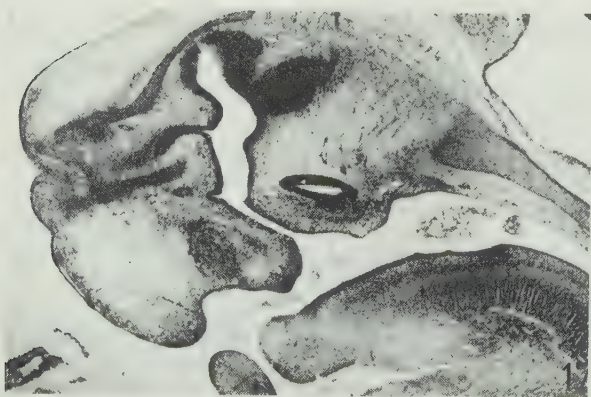
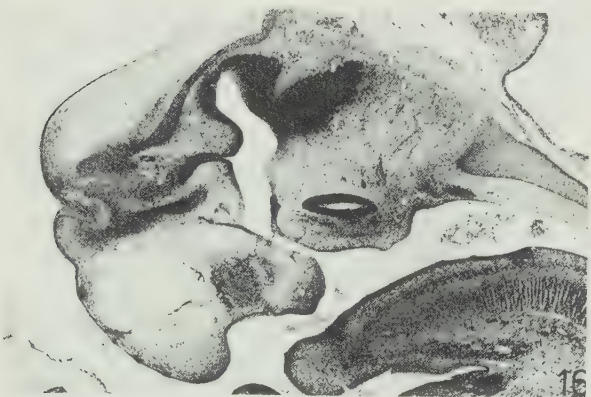
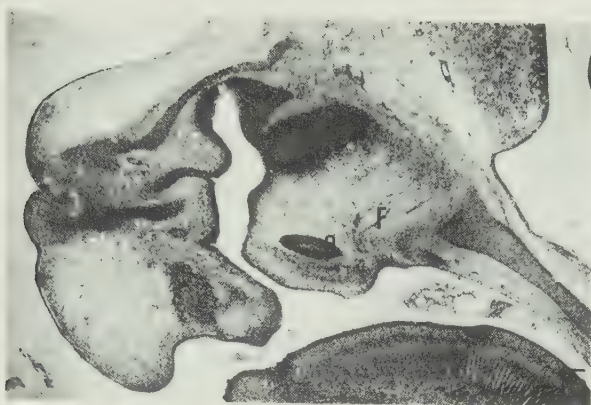


Abbildung 17a

Ausschnitt von Abb. 17

Vergrößerung 224-fach

Abbildung 18

Angedeutete Doppelkontur des
Jacobsonschen Organs - bedingt
durch den nierenförmigen
Organ-Querschnitt.

Abbildung 18a

Ausschnitt von Abb. 18

Vergrößerung 112-fach.

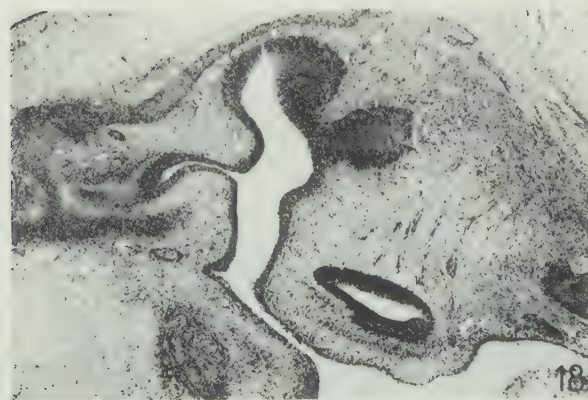
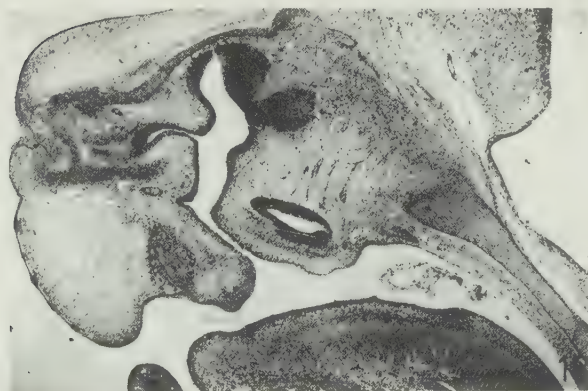
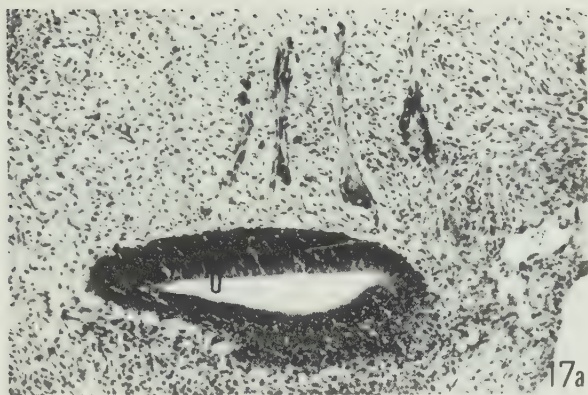


Abbildung 19 und 20

Weiterhin angedeutete Doppelkontur des Jacobsonschen Organs
ähnlich der Abb. 18

Abbildung 21

Schnitt durch das Organ im medialen Bereich. - Die sog. Doppelkontur ist nicht mehr erkennbar, da die Konvexität des nierenförmigen Querschnitts dem Septum zugewandt ist.

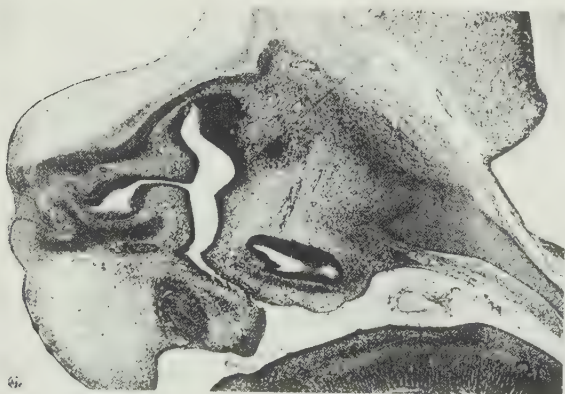
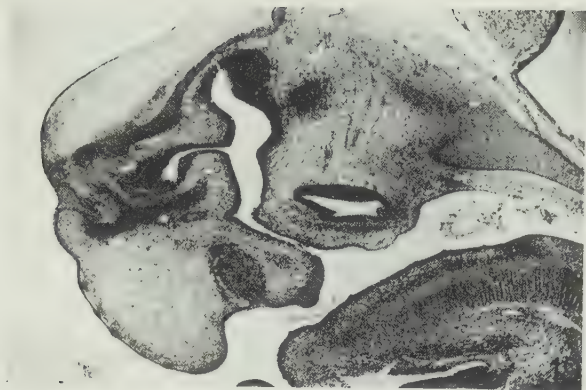


Abbildung 22 bis 24

Allmähliche Größenabnahme des
Organanschnitts im septalen
Bereich und Ausbildung des
vorderen Organanteils zum
Ausführungsgang in die Nasen-
höhle.

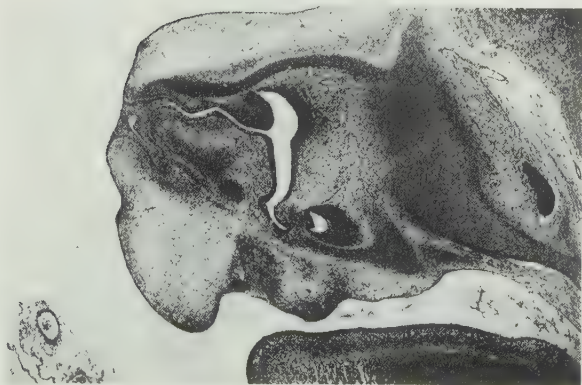
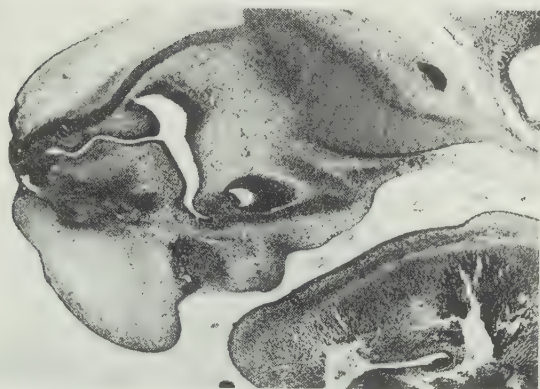
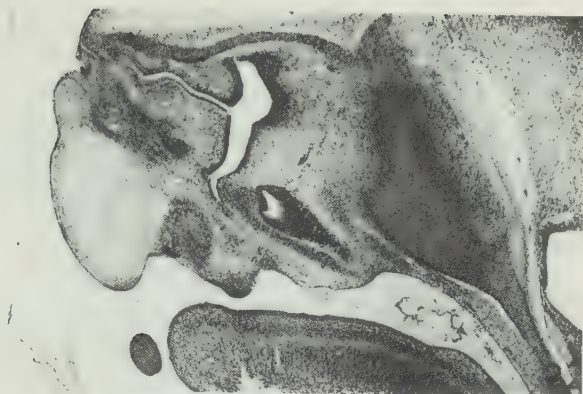


Abbildung 25

Mündung des Ausführungsgangs des
Jacobsonschen Organs in die
Nasenhöhle.

Frontalschnitt durch den Kopf eines Rattenembryonen
Tag 16

Abbildung 26 bis 29 (Vergrößerung 56-fach)

Abbildung 26

Schnitt im hinteren Septumbereich
und der primären Mund- und Nasen-
höhle. Der Querschnitt durch das
nierenförmige Organ zeigt deutlich
die Epitheldifferenzierung der
medialen und lateralen Wand.

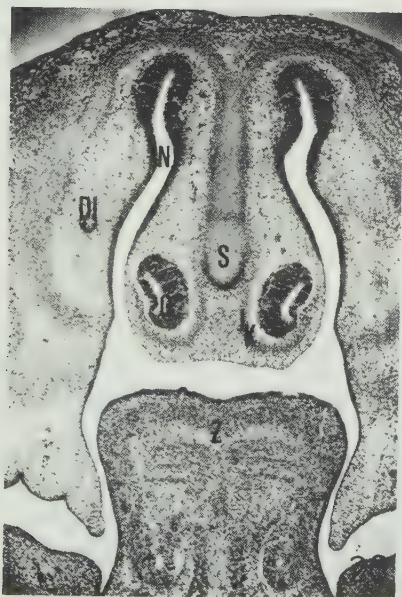


Abbildung 27 bis 29

Weiter apikal von Abbildung 26
gelegene Querschnitte.

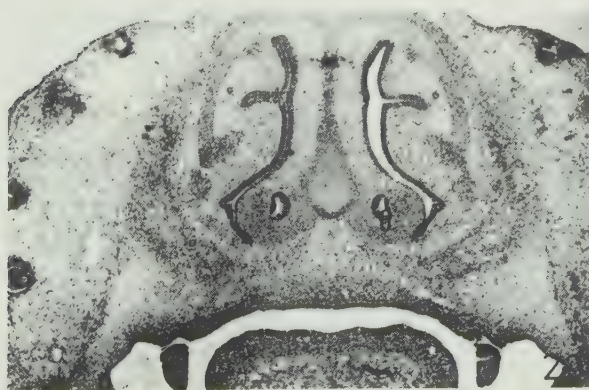
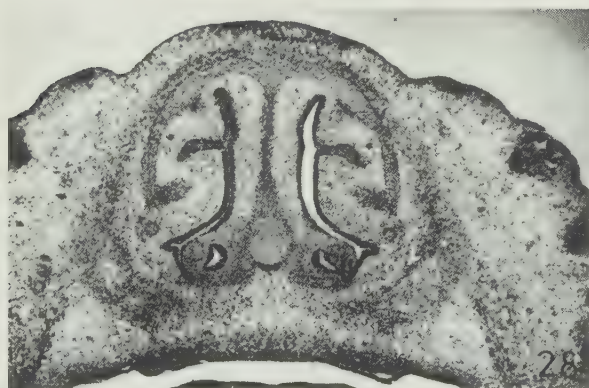
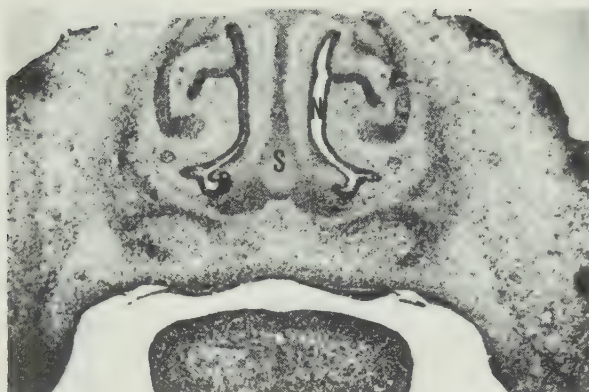
Vergrößerung 56-fach.

Abbildung 27 und 28

Das Jacobsonsche Organ mit
seinem Ausführungsgang in die
Nasenhöhle an der Basis des
Nasenseptums wird dargestellt.

Abbildung 29

Querschnitt durch den caudalen
Anteil des Jacobsonschen Organs.



Sagittalschnitte durch den Vorderkopf eines

Rattenembryonen

Tag 17

Abbildung 30 bis 35 (Vergrößerung 56-fach)

Abbildung 30

Auf dem paraseptal gelegenen
Schnitt stellt sich der vordere
Anteil des Jacobsonschen Organs
mit seinem Ausführungsgang in
die Nasenhöhle dar.

Abbildung 31 und 32

Auf den folgenden Serienschnitten
zeigt sich eine deutliche
Größenzunahme des Organon
vomero-nasale. Die Nervenfasern
sind im paramedialen Bereich
gut ausgebildet.

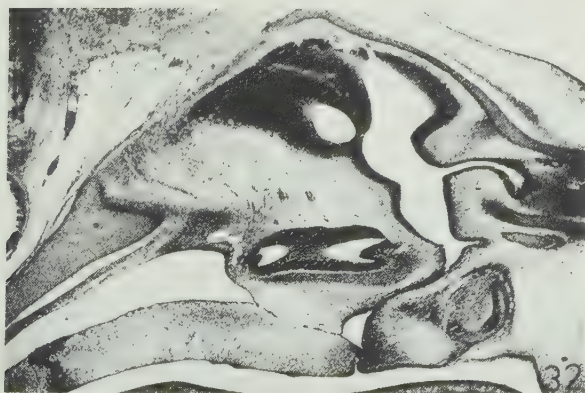
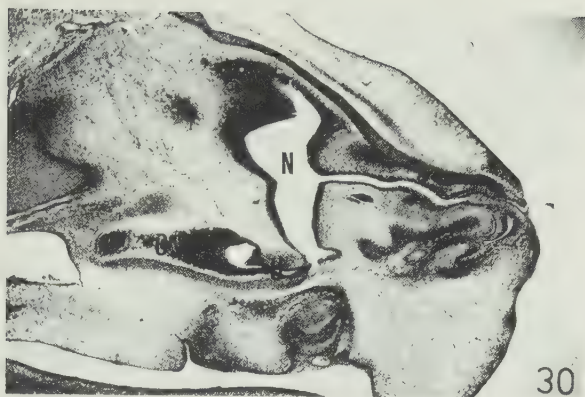
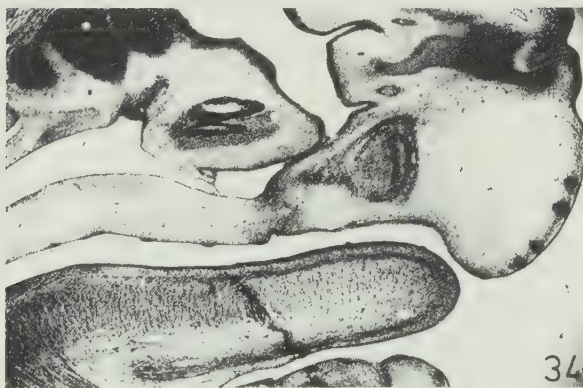


Abbildung 33 und 34

Auf den Sagittalschnitten der
lateralen Hälfte des Jacobsonschen
Organs zeigt sich die Doppel-
kontur des Organs. Nervenfasern
sind hier nicht mehr zu finden.

Abbildung 35

Laterale Begrenzung des
Organon vomero-nasale.



Sagittalschnitt durch den Nasenhöhlenbereich
eines Rattenembryonen

Tag 18

Abbildung 36 bis 42 (Vergrößerung 56-fach)

Abbildung 36

Schnitt durch den lateralen
Anteil des Jacobsonschen
Organs und der erstangelegten
Drüse der oberen Reihe.

Abbildung 36a

Ausschnitt von Abb. 36
Anschnitt der Drüse, der
Nervenfasern und des Epithels
der medialen Begrenzung des
Organlumens.

Vergrößerung 224-fach.

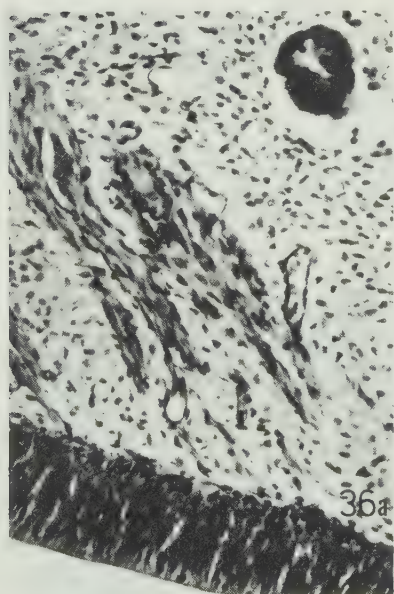


Abbildung 37

Anschnitt einer Drüse der
unteren Reihe, die in den
vorderen Anteil des
Jacobsonschen Organs mündet.

Abbildung 38 und 39

Paraseptaler Schnitt durch
den caudalen Anteil des
Jacobsonschen Organs.

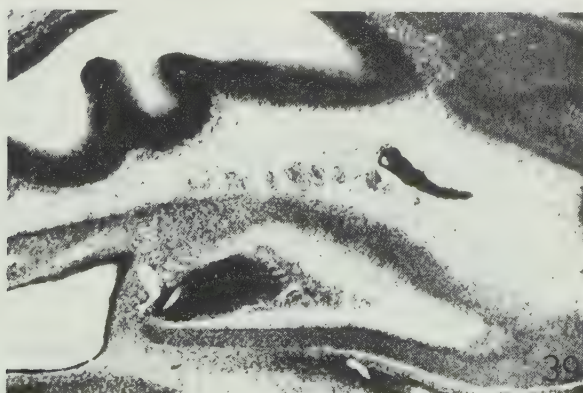


Abbildung 40 bis 42

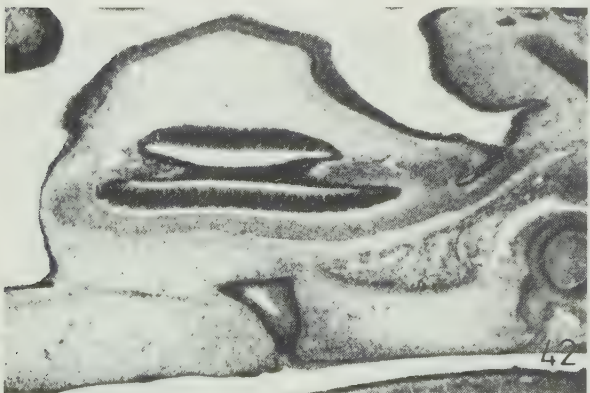
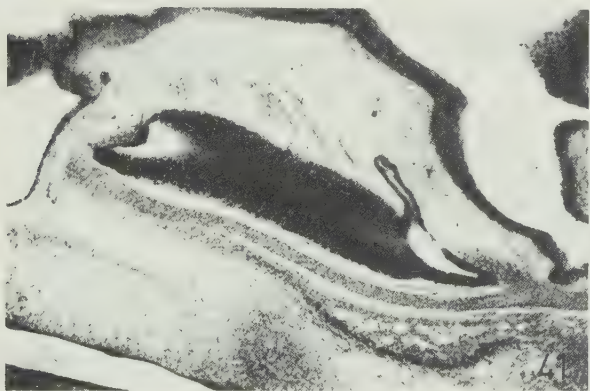
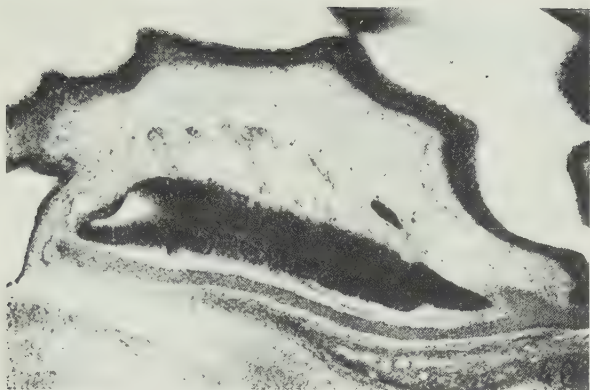
Darstellung des Jacobsonschen
Organs der gegenüberliegenden
Seite nach Überschreiten des
Nasenseptums.

Abbildung 40 und 41

Anschnitt einer Drüse der
unteren Reihe mit dem
Ausführungsgang in den vorderen
Anteil des Jacobsonschen Organs
- ähnlich der Abb. 37

Abbildung 42

Im lateralen Bereich ist das
Organ in seiner Doppelkontur
dargestellt.



Sagittalschnitt durch den Nasenhöhlenbereich
eines Rattenembryonen

Tag 19

Abbildung 43 bis 46 (Vergrößerung 56-fach)

Abbildung 43 und 44

Lateraler Anteil des
Jacobsonschen Organs. Im
Vergleich zum Vortag deutliche
Größenzunahme der Anschnitte
aller Drüsen oberhalb des
Jacobsonschen Organs.

Abbildung 45

Caudaler Anteil des Organon
vomero-nasale mit Darstellung
der hinteren Enddrüse im
paraseptalen Bereich.

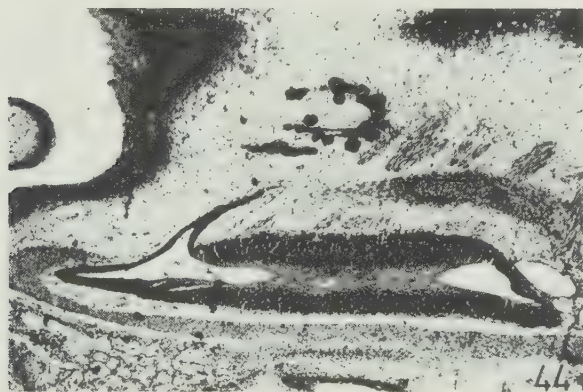


Abbildung 46

Dieser Schnitt in unmittelbarer
Septumnähe zeigt nur noch den
Anschnitt der hinteren End-
drüse.

Sagittalschnitt durch den Nasenhöhlenbereich
eines Rattenembryonen

Tag 20

Abbildung 47 bis 52 (Vergrößerung 56-fach)

Abbildung 47 und 48

Laterale Begrenzung des
Jacobsonschen Organs und
gleichzeitig einige Drü-
senanschnitte im lateralen
Bereich.

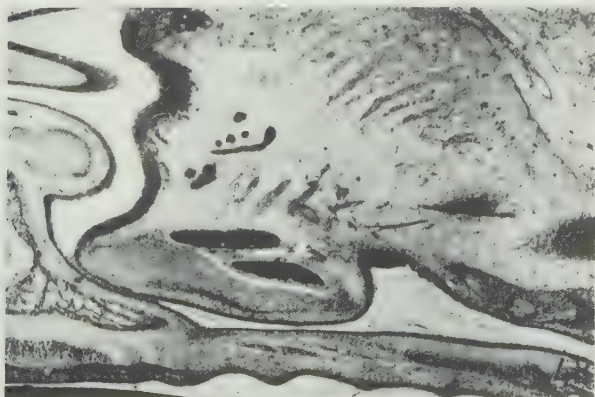


Abbildung 49 bis 51

Auch auf den folgenden Serienschnitten fällt eine Zunahme der Anzahl und Ausdehnung der Drüsenanschnitte oberhalb des Jacobsonschen Organs auf.

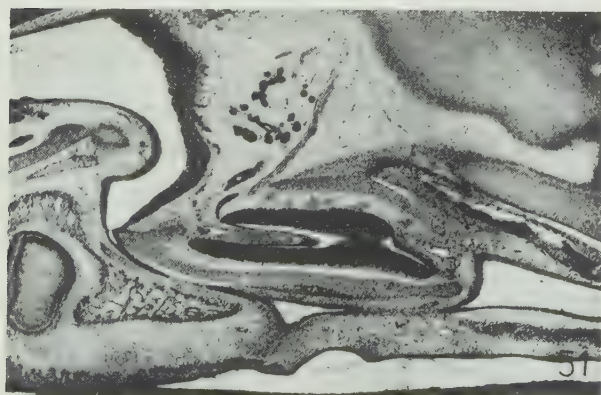


Abbildung 52

Der Ausführungsgang der
hinteren Enddrüse mündet in
den caudalen Anteil des
Jacobsonischen Organs.

Sagittalschnitt durch den Nasenhöhlenbereich
eines Rattenembryonen

Tag 21

Abbildung 53 bis 60 (Vergrößerung 56-fach)

Abbildung 53 und 54

Lateraler Anteil des
Jacobsonischen Organs und
Anschnitte der Drüsen
oberhalb des Organs.

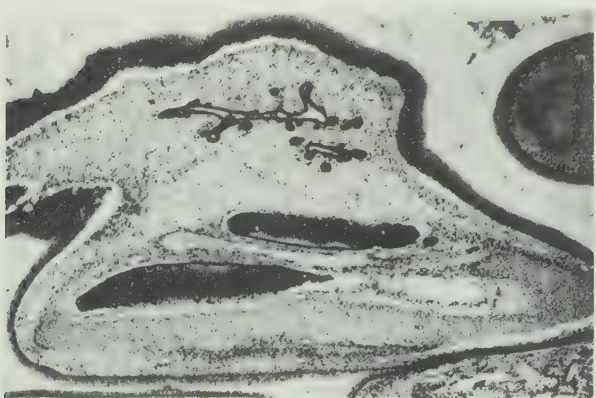
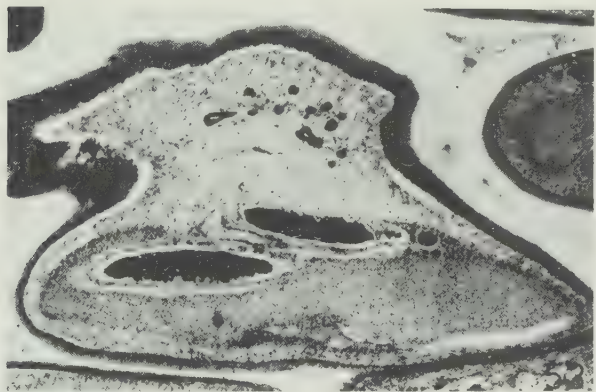
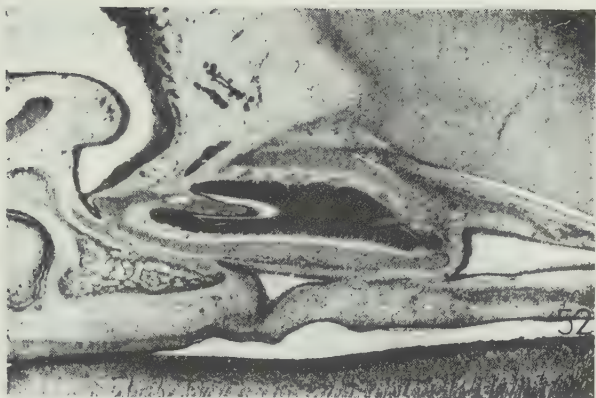


Abbildung 55

Mündung des Ausführungsgangs
des oberen Drüsenlagers in
den vorderen, oberen Anteil
des Jacobsonschen Organs
und Darstellung der Organ-
mündung in die Nasenhöhle.

Abbildung 56 und 57

Anschnitt der hinteren Enddrüse
und des Ausführungsgangs mit
Mündung in den caudalen Anteil
des Jacobsonschen Organs.

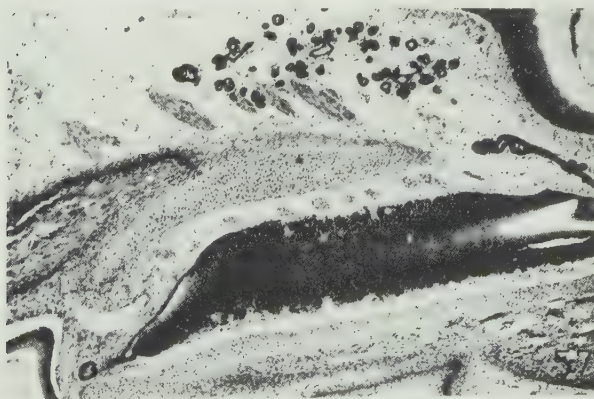


Abbildung 58

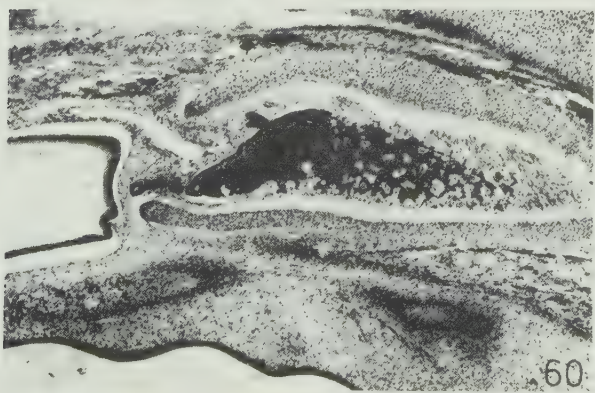
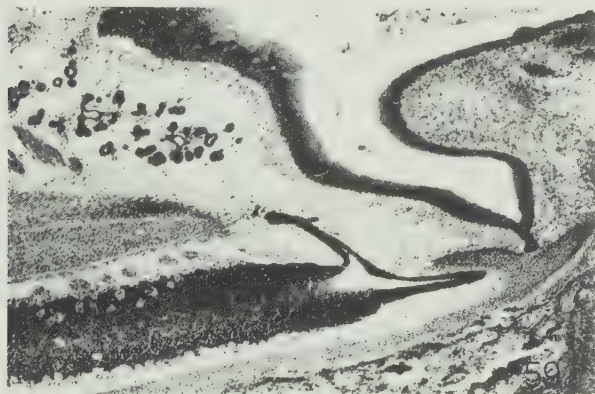
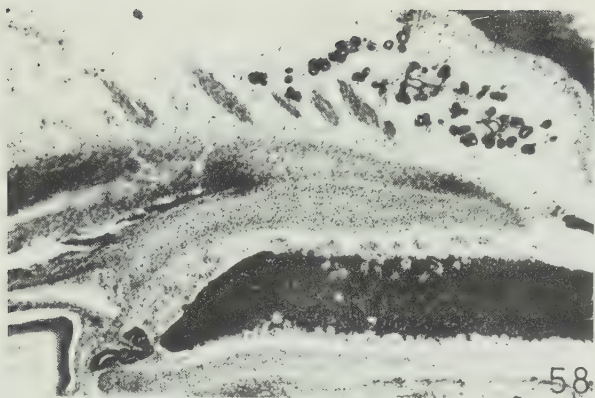
Hinterer Anteil des
Jacobsonschen Organs und
gut ausgebildete hintere
Enddrüse im medialen Be-
reich.

Abbildung 59

Ventraler Anteil des Organs
mit Übergang in den Ausführ-
ungsgang (vergl. Abb. 55).

Abbildung 60

Caudaler Organanteil und
hintere Enddrüse im septum-
nahen Bereich.



b) Elektronenmikroskopische Befunde

Die Aufnahmen wurden am ZEISS EM 10 und SIEMENS Elmiskop 101 hergestellt. Die Primärvergrößerung betrug 1 000 - 30 000 und zur Auswertung erfolgte eine 3 1/2-fache Vergrößerung.

Abbildung 61

Rattenembryo Tag 20

Mediale Wand des Jacobsonschen Organs
in der Nähe des Lumens (L);

Zahlreiche langgestreckte Zell-
fortsätze (↑), dazwischen zahlreiche
plumpe noch undifferenzierte Zellen (*).

In einzelnen Zellen (⊗) sind bereits
einige Hohlräume des rauhen endoplas-
matischen Retikulums vorhanden.

Vergrößerung: 1 : 7 000

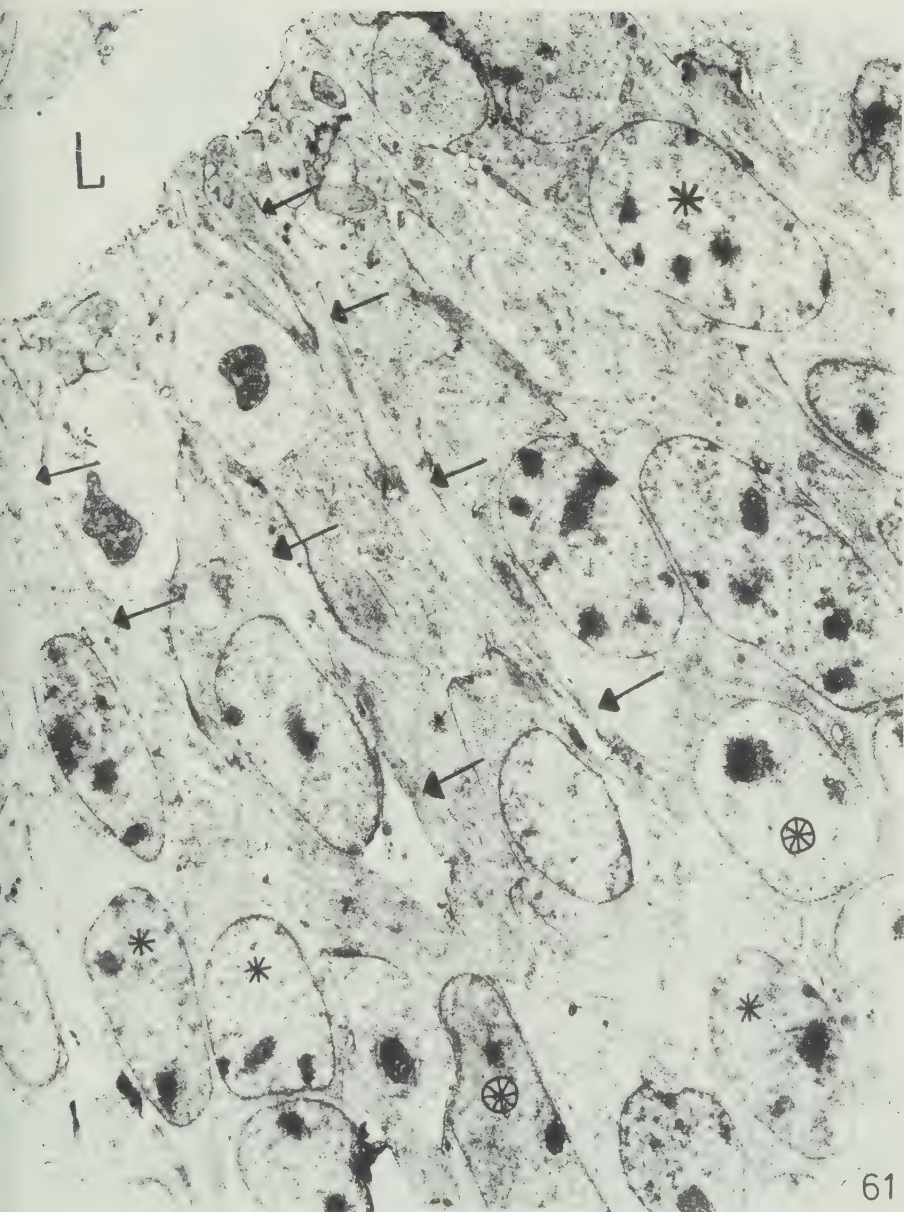


Abbildung 62

Rattenembryo Tag 20

Höhere Vergrößerung des Hohlraumes
und der mitanliegenden Zellen des
Jacobson'schen Organs.

M = Medial, L = Lateral.

Im medialen Bereich des Epithels
sind zahlreiche langgestreckte
Fortsätze, die bis an das
Lumen heranreichen (↑).

T = Zellen in der Telophase.

Vergrößerung: 1 : 13 000.

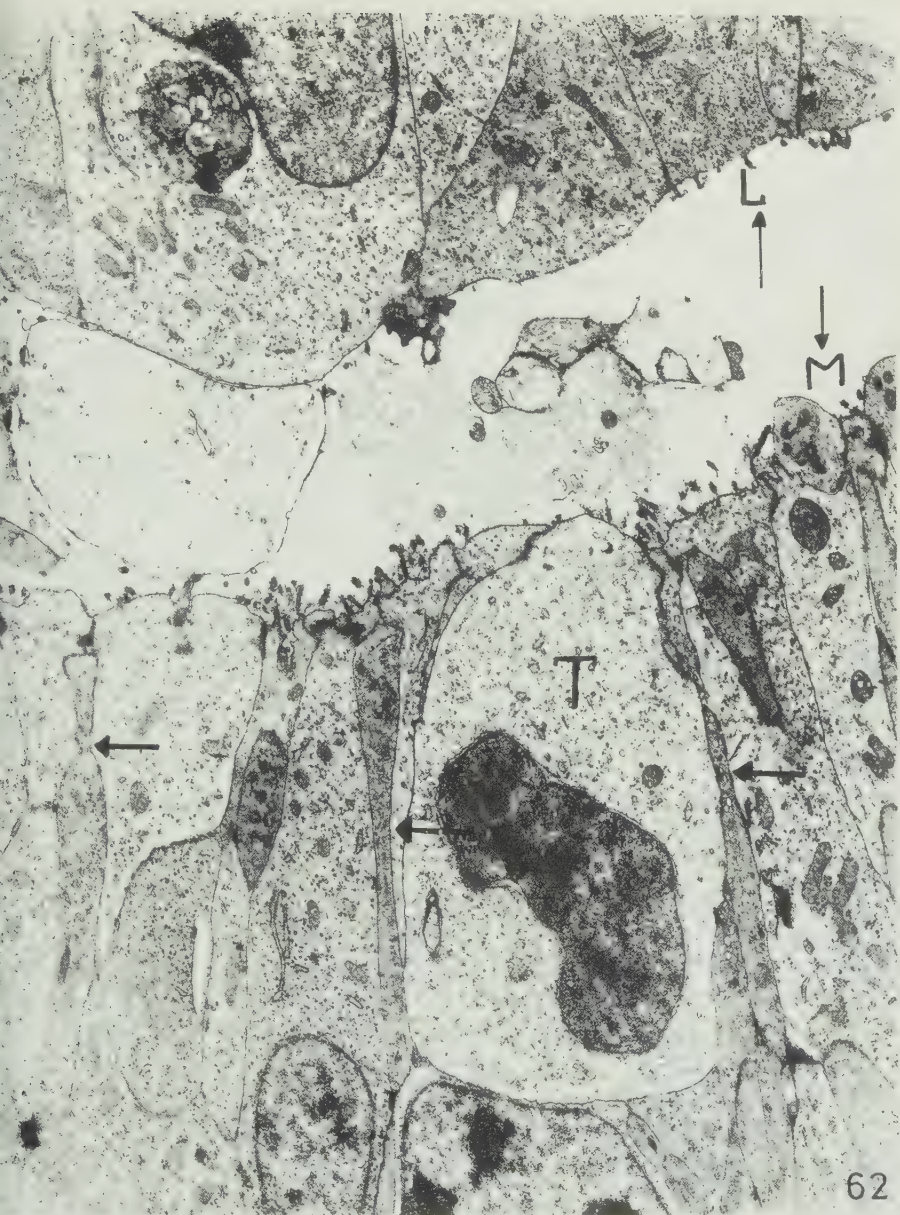


Abbildung 63

Rattenembryo Tag 20

Begrenzung des Lumens von der medialen Seite her. Zwei typisch langgestreckte Zellfortsätze (↑) mit zahlreichen Mikrotubuli.

Im apikalen Bereich der Epithelzellen beginnende Kinocilienbildung mit Längsschnitten (X1) oder Querschnitten (X2) durch Basalkörper.

Vergrößerung: 1 : 70 000

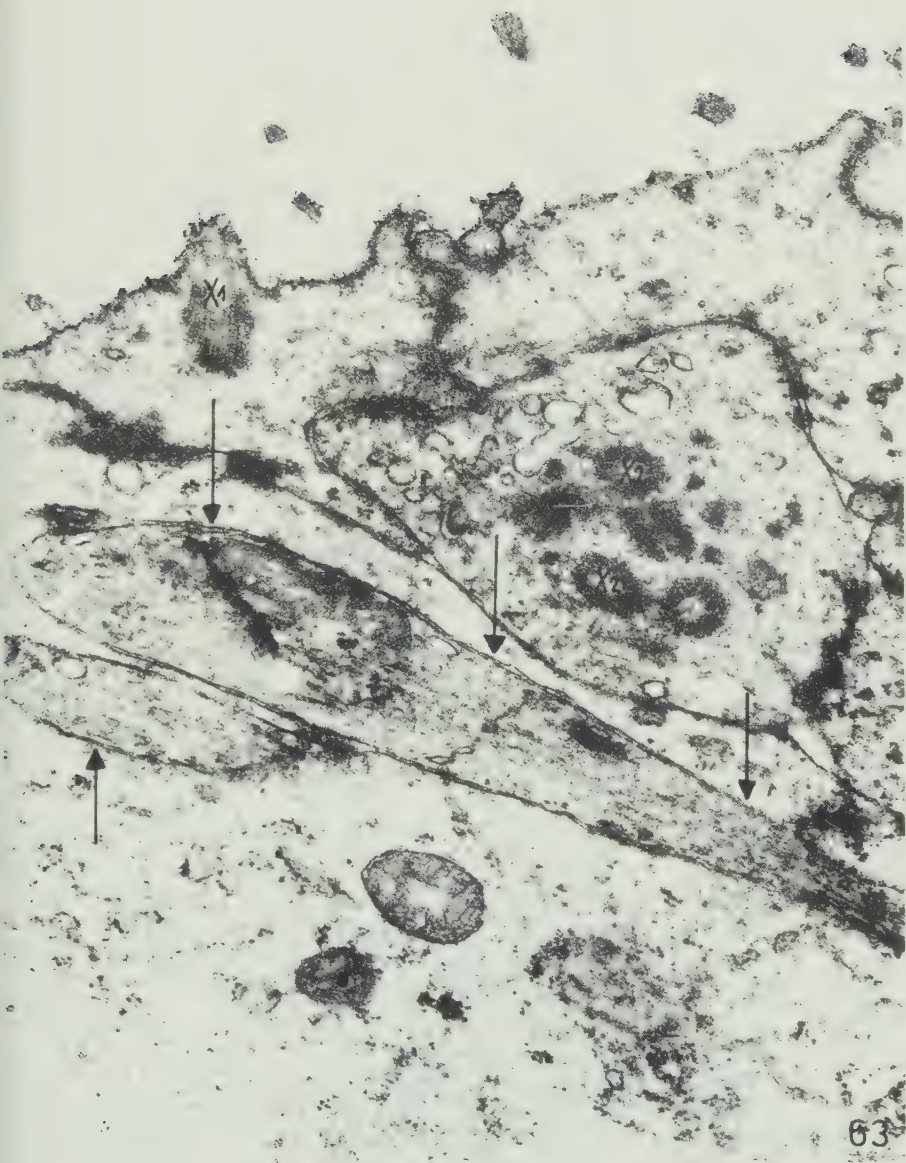


Abbildung 64

Rattenembryo Tag 20

Zellmembran der Epithelzellen zum Lumen hin mit deutlicher Doppelstruktur (*) und einem filamentären surface code (↑). Im Cytoplasma einzelne Vesikel (x), freie Ribosomen (o) und Filamente (↑).

Vergrößerung: 1 : 112 000

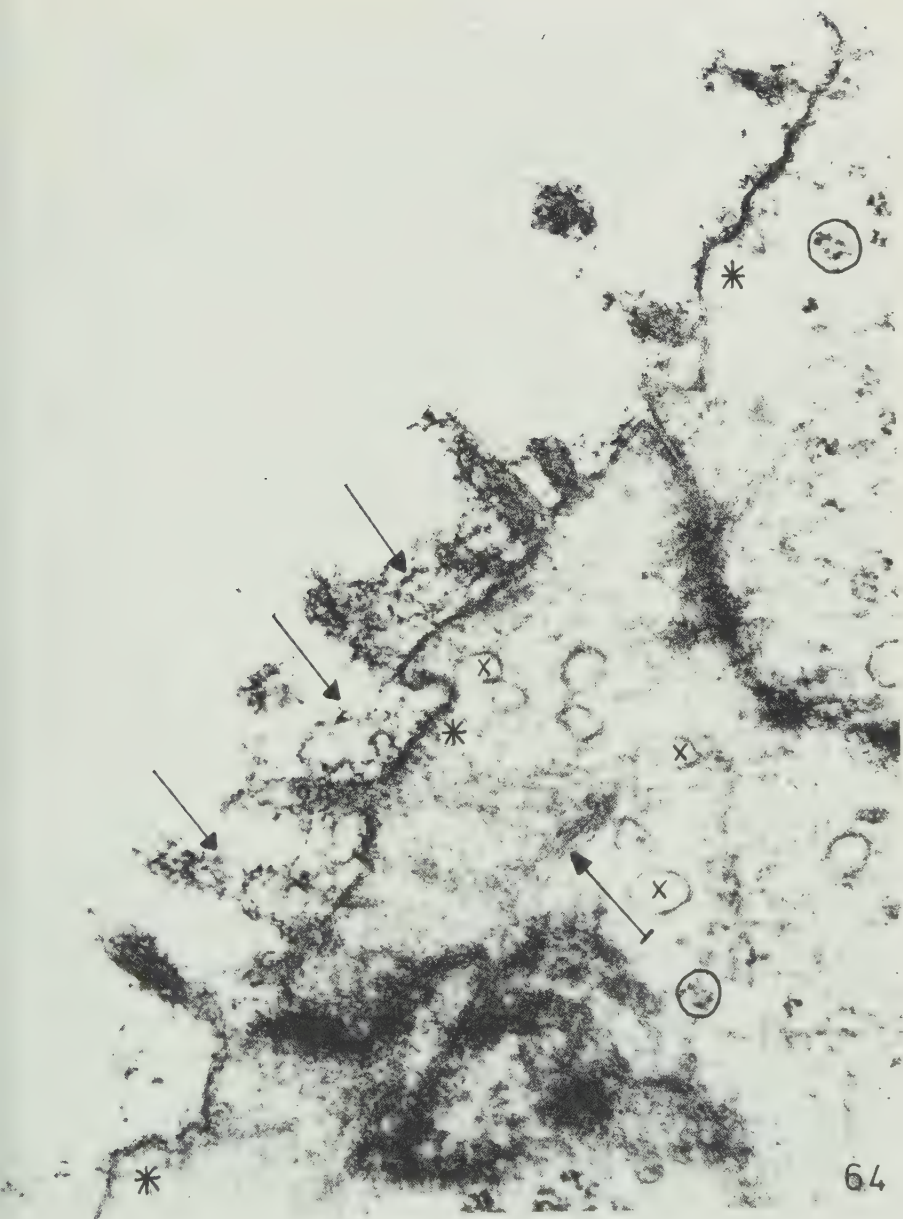


Abbildung 65

Rattenembryo Tag 20

Epithel-Bindegewebsgrenze (↑),
Axonbündel (A) im mesenchymnahen
Bereich des Epithels.

E = Epithel

M = Mesenchym

Vergrößerung: 1 : 21 000

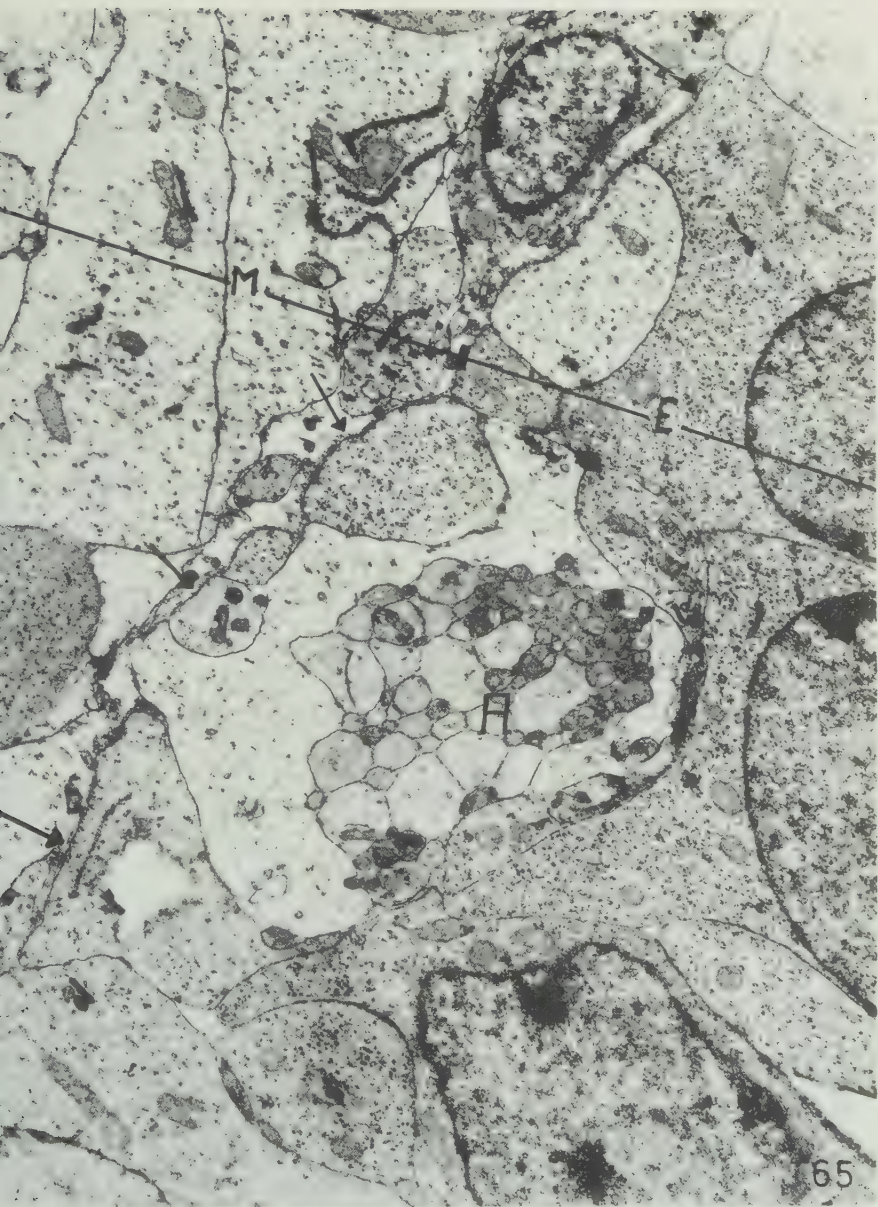


Abbildung 66

Rattenembryo Tag 20

Epithel-Bindegewebsgrenze (↑)

der lateralen Wand des Jacobsonschen

Organs mit Austreten des Axonbündels (A)

mit Umhüllung durch hellere Zellen (*).

E = Epithel

M = Mesenchym

Vergrößerung: 1 : 13 000

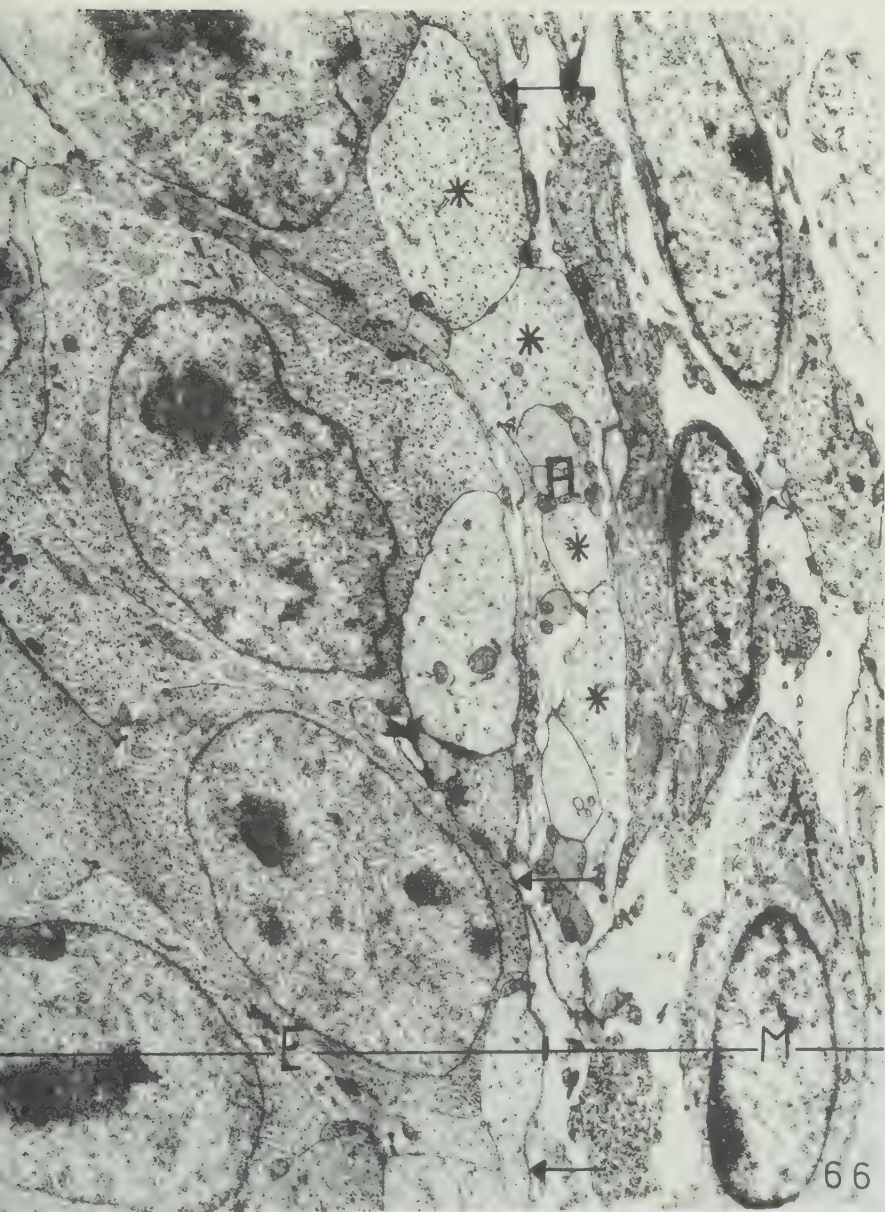


Abbildung 67

Rattenembryo Tag 20

Epithel-Bindegewebsgrenze (E) an
der lateralen Wand des Jacobsonschen
Organs. Axonbündel (A) umhüllt
durch Fortsätze heller Zellen (*).

I = Interzellularraum des Mesenchyms

E = Epithel

Vergrößerung: 1 : 13 000

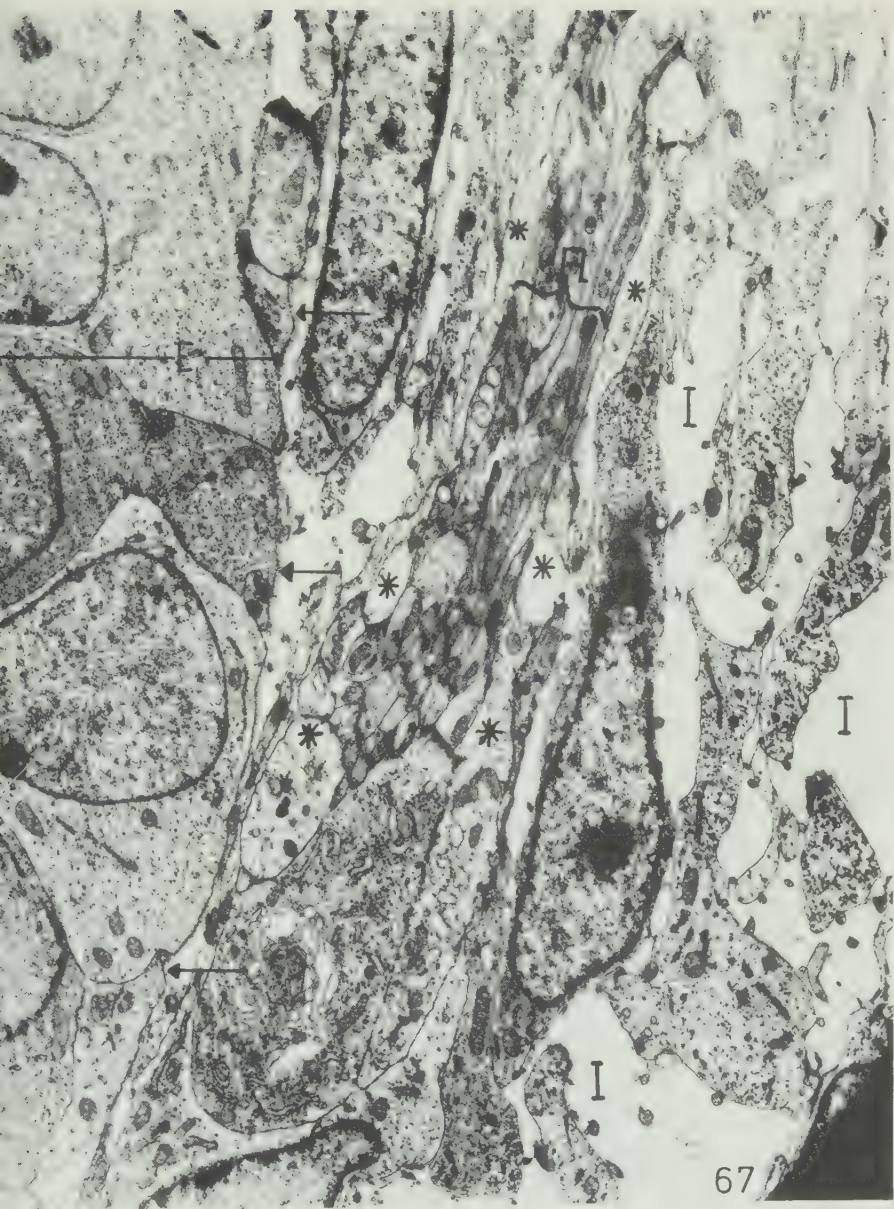


Abbildung 68

Ratte Tag 1 postnatal

Epithelknospe (E) der Drüsenanlage
im Bereich des Jacobsonschen
Organs; In der Umgebung lockeres
Mesenchym mit zahlreichen
Kapillaren (*).

Vergrößerung: 1 : 3000

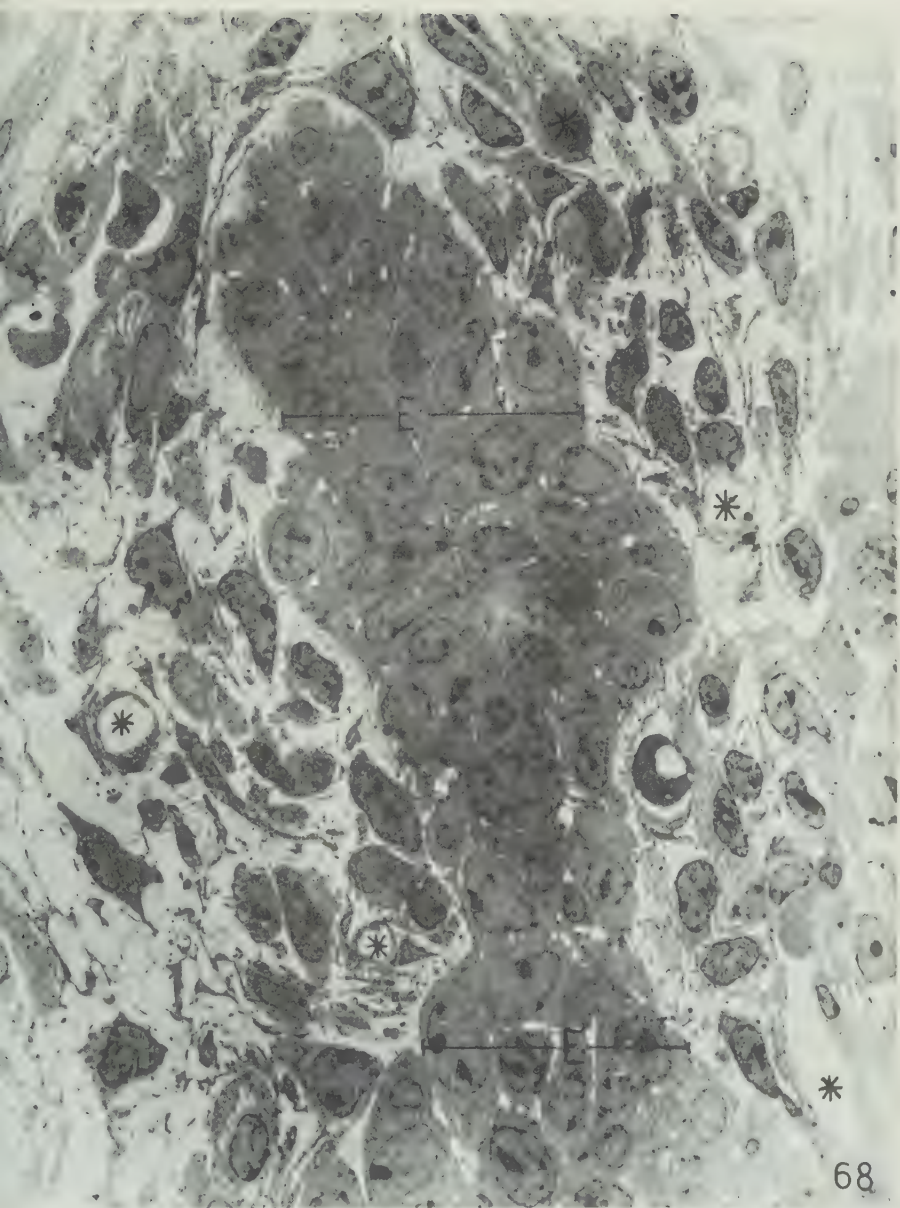


Abbildung 69

Ratte Tag 1 postnatal

Höhere Vergrößerung des Endstückes
einer Epithelknospe mit Lumen (L),

I = Interzellularraum des Mesenchyms

K = Kapillaren

M = Mesenchym

Vergrößerung: 1 : 85 000

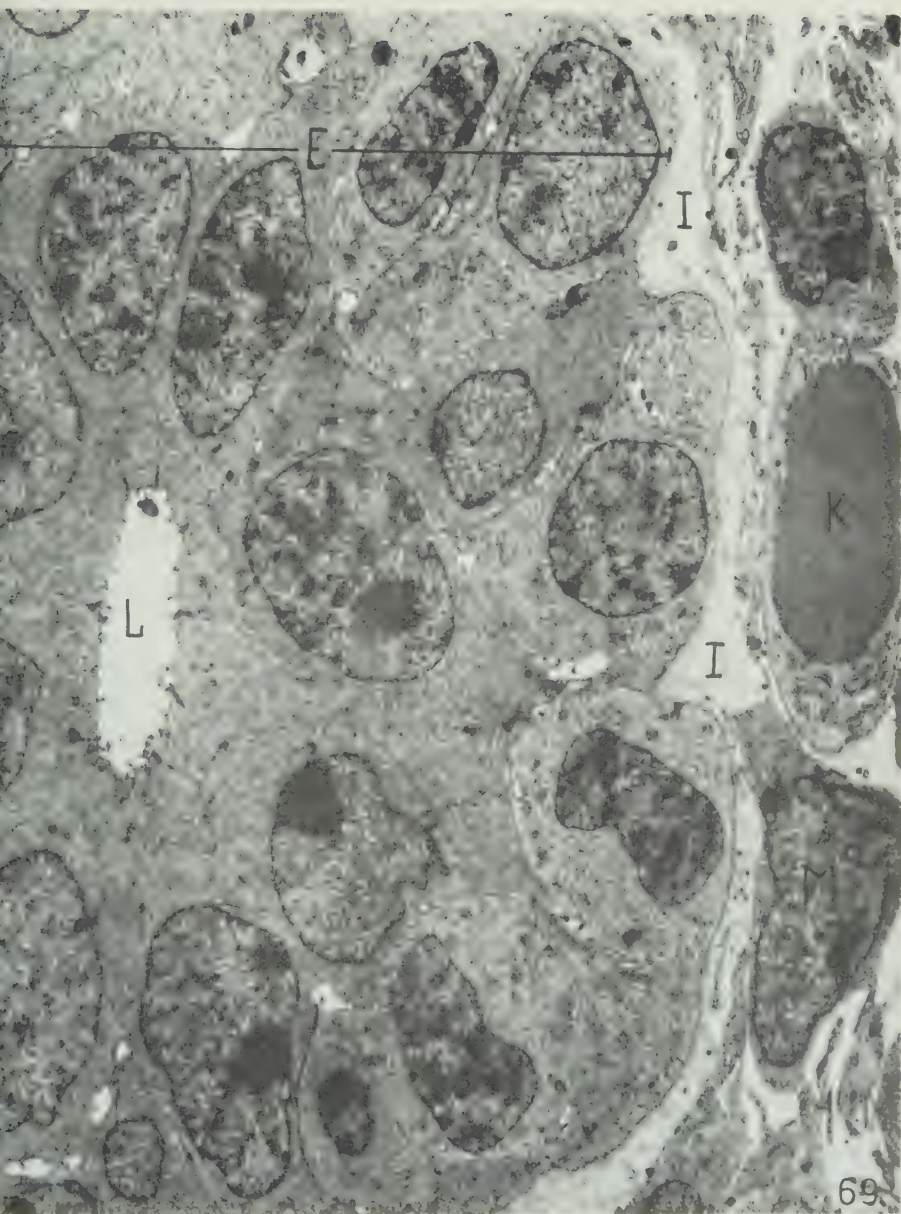


Abbildung 70

Ratte. Tag 1 postnatal

Drüse des Jacobsonschen Organs

mit ersten Zeichen einer Sekretion.

In der Nähe des Lumens (L) zahlreiche dunkle (↑) oder aufgelockerte (↑) Sekretgranula.

Vergrößerung: 1 : 8 500

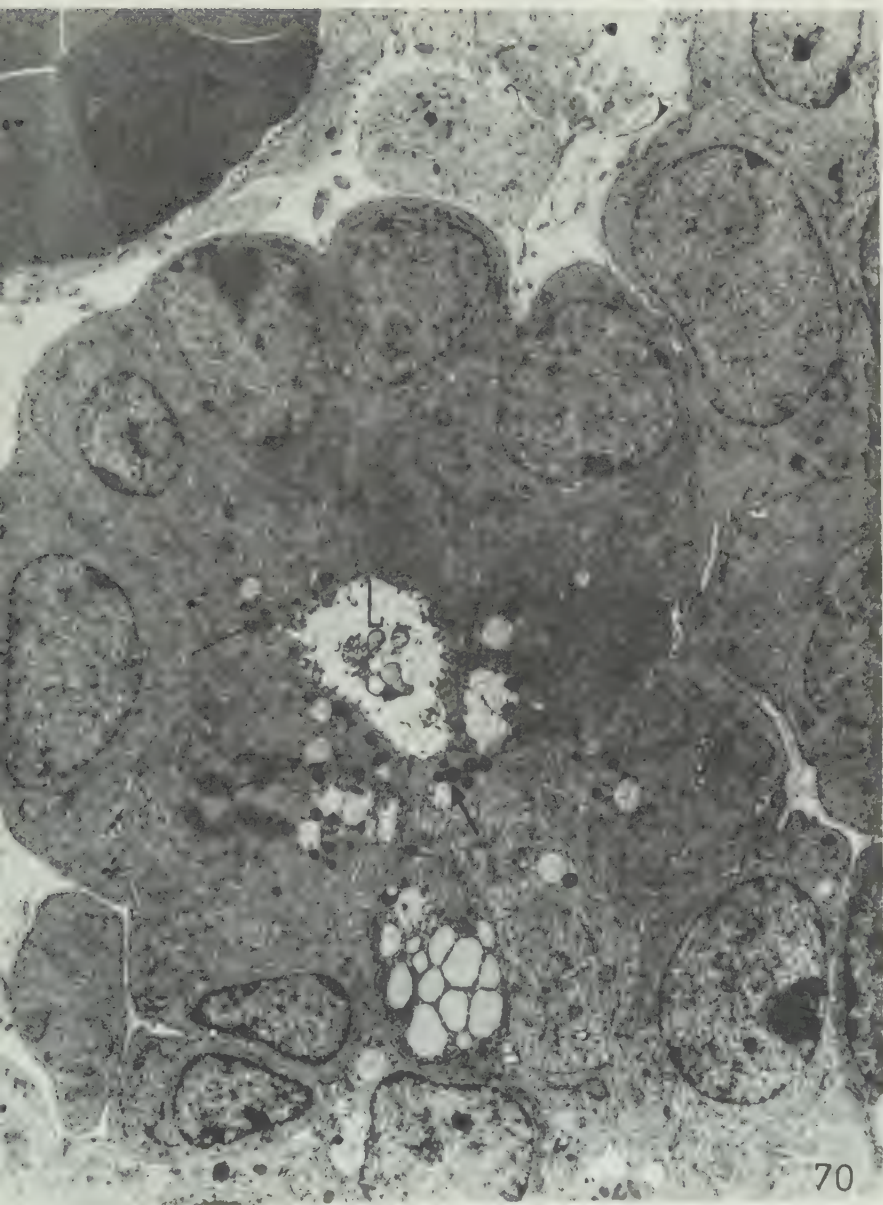


Abbildung 71

Ratte Tag 1 postnatal

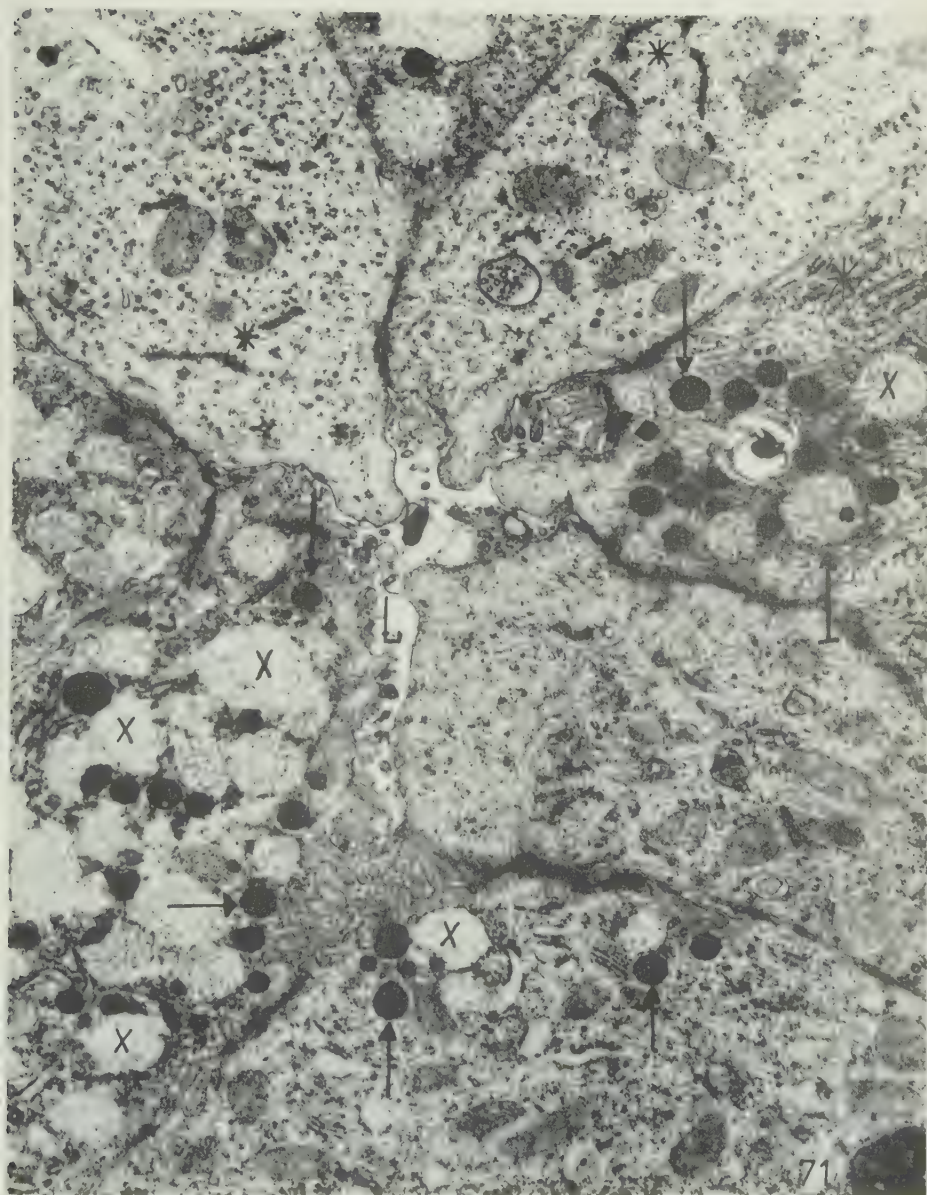
Lumenbereich eines Drüsenendstückes
mit elektronendichten (↑) oder
aufgelockerten (x) Sekretgranula.

Bei ↑ elektronendichtes Granulum
in einem aufgelockerten Granula.

Im Cytoplasma zahlreiche Hohlräume
des rauhen endoplasmatischen
Retikulums (*).

L = Lumen

Vergrößerung: 1 : 26 000



LITERATURVERZEICHNIS

- ADRIAN, E.D.: Synchronised Activity in the Vomero-Nasal Nerves with a Note on the Function of the Organ of Jacobson.
Pflügers Archiv, Bd. 260, S.188-192 (1955)
- ALTNER, H.,
MÖLLER u.
BRACHNER I.: The ultrastructure of the vomero-nasal organ in Reptilia
Z.Zellforsch., 105 S.107-122 (1970)
- ALTNER, H.,
MÖLLER, W.: Elektrophysiologische und elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Riechschleimhaut des Jacobsonschen Organs von Eidechsen (Lacerta).
Z.vergl.Physiol. 60 S. 151-155 (1968)
- ANDRES, K.H.: Der Feinbau der Regio olfactoria von Makrosmatikern
Z.Zellforsch. 69, S. 140-154 (1966)
- BALDUS, A.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die frühesten Differenzierungsphasen der Zahnleiste bei der Ratte
Inaugural-Dissertation an der FU Berlin 1969
- BEYER, W.: Die frühe Entwicklung des N.optikus bei Ratten und Mäusen
Inaugural-Dissertation an der FU Berlin, in Vorbereitung 1975

- BLUNK, M.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen
am Epithel der Gaumenfortsätze von Ratten-
embryonen
Inaugural-Dissertation an der FU Berlin,
1970
- BORGHESE, E.: Explantation experiments on the influence
of the connective tissue capsule on the
submandibular gland of mus musculus
J.Anat. 84, S. 303-318 (1950)
- BOYSEN-MØLLER, F.: Topography of the nasal glands in rats
and some other mammals
Anat.Rec. 150, S. 11-24 (1964)
- BROMAN, I.: Das Organon vomero-nasale Jacobsini -
ein Wassergeruchsorgan !
Anat. Hefte 58 S 143-192 (1920)
- BURGHARDT, G.M., Factors influencing the chemical release
HESS, E.H. of prey attack in newborn snakes
Journal of comp. a. physiol. psychology
66/2, S. 289-295 (1968)
- CHOUARD, C.-H., L'organe voméro-nasal de Jacobson
PEYTRAL, C., et Ann.Oto-Laryng. (Paris) 1972
ZAUCHE, A. (pp. 341-348).
- FRANKE, H.: Zur Anatomie des Organum vomero-nasale
des Hundes
Inaugural Dissertation FU Berlin, 1970

- GARNAULT , K.: Contributions à l'étude de la morphologie des fosses nasales. L'organ de Jakobson
Comptes rend. d.l. Soc. d. Biol., S 10
XII (1895)
- GLAS, E.: Über die Entwicklung und Morphologie der inneren Nase der Ratte
Anat. Hefte I. Abtlg. 76 Heft (25.Bd. H.2),
S.290-341 (1904)
- GRAZIADEI, P.: Electron microscopic observations on the olfactory mucosa of the cat
Experientia (Basel) 21, S. 274-275 (1965)
- GRAZIADEI, P.P.C.:The olfactory mucosa of vertebrates
in: Chemical Senses, 1.Olfaction.
L.M. Beidler, ed. Handbook of Sensory Physiology, Springer Verlag, Berlin,
Vol. IV pp. S. 27-58 (1971)
- GROBSTEIN, C.: Epithelio- mesenchymal specifity in the morphogenesis of mouse submandibular rudiments in vitro
J. exp. zool. 124, S. 383-413 (1953)
- GROBSTEIN, C.,
COHEN,J.: Collagenase: Effects on the morphogenesis of embryonic salivary epithelium in vitro
Science 150, S. 626-628 (1965)
- GUTH, L.: Trophic effects of vertebrate neurons
Neurosci. Res. Prog. Bull. 7, S. 1-73 (1969)

- HAGEMANN, E.: Ratte und Maus. Versuchstiere in der
Forschung
Verlag Walter de Gruyter & Co.,
Berlin 1960 Tab. 142
- HAY, E.D. u.
MEIER, S.: Glycosaminoglykan synthesis by embryonic
inductors: neural tube, notochord and lens
J. Cell Biol. 62, S. 889-898 (1974)
- HEIDENRÜGER, R.: Die normale Entwicklung der Linse bei
Ratten des Stammes Fw 69
Inaugural-Dissertation an der FU Berlin,
1973
- HESS, M.: Die frühe Haarentwicklung bei Mäuseem-
bryonen im licht- und elektronenmikros-
kopischen Bild
Inaugural-Dissertation an der FU Berlin,
1973
- JACOBSON, L.: Description anat. d'un organ observé
chez les mammifères
Ann.d.mus. d'hist. nat., Vol. 18,
Paris 1811, zit.n.Kerkhoff
- JANSSEN, K.D.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen
der Reifungsvorgänge an der Mundschleim-
haut bei Rattenembryonen
Inaugural-Dissertation an der FU Berlin,
1972
- JORDAN, J.: Narząd lemieszowo-nosowy (Jacobsona) u.
Człowieka (Jacobson's vomeronasal organ
in man)
Otolaryngologia Polska. XXVII, 1, S.93-100
Warschau 1973

- KERKHOFF, H.: Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Funktion des Jacobsonschen Organs
Zeitschrift f.mikrosk. anat. Forschung 1
S. 621-638 (1924)
- KLEIBER, F.: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wanderratte (*Rattus Norvegicus* Erxleben)
Normentafel z.Entwicklungsgesch.d. Wirbeltiere 15. Heft. Jena 1937
- KNAPPE, H.: Zur Funktion des Jacobsonschen Organs
Der Zool. Garten 24, S. 188-194 (1964)
- KOLLAR, E.J.: An in vitro-study of hair and vibrissae development in embryonic mouse skin
J. Invest. Dermatol. 46, S. 254-262 (1966)
- KOLMER, W.: Organon vomero-nasale. Das Jacobsonsche Organ
Handbuch d.mikrosk. Anatomie Bd. III,
S. 218-223 (1927)
- KOLNBERGER, I. u. ALTNER H.: Ciliarystructure precursor bodies as stable constituents in the sensory cells of the vomero-nasal organ of reptiles and mammals
Z.Zellforsch., 118, S. 254-262 (1971)
- KRATZING, J.E.: The fine structure of the sensory epithelium of the vomero-nasal organ in suckling rats
Austr.J.Biol.Sci., 24, S. 787-796 (1971)

- LIPPMAN, M.: A proposed role for mucopolysaccharides in the initiation and control of cell division
Trans. N. J. Acad. Sci. 27, S.342-360 (1965)
- LUCKHAUS, G.: Licht- und elektronenmikroskopische Befunde an der Lamina epithelialis des Vomero-nasal-Organs vom Kaninchen
Anat. Anz.Bd. 124, S.477-489 (1969)
- MANGAKIS, M.: Ein Fall von Jacobson'schem Organ beim Erwachsenen
Anat. Anz. 21, S. 106-109 (1902)
- MATTHES, E.: Geruchsorgan
in:Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere
Herausgegeben von L. Bolk u.a. Band II, 2
Urban & Schwarzenberg Berlin-Wien 1934
- MERKEL, FR.: Jacobson'sches Organ und Papilla palatina beim Menschen
Anat. Hefte 1, S. 214-232 (1892)
- MERKER, H.J.: Die Veränderung der Rattenvagina im Zyklus und unter experimentellen Bedingungen
Habilitationssarbeit, Medizinische Fakultät der FU Berlin, 1964
- MERKER, H.J.: Das elektronenmikroskopische Bild der Schleimsekretion in der menschlichen Nasenhöhle und ihre Beeinflussung durch Bisolvon
Dtsch. Med. J. 18, S. 552-559 (1967)

- MERKER, H.J.: Synthese, Wirkung und Abbau der Gestagene im elektronenmikroskopischen Bild
Hdb. der exp. Pharmakol. Bd. XII/2,
Springer-Verlag 1969
- MIHALKOVICS, v.V.: Nasenhöhle und Jacobsonisches Organ
Anat. Hefte Bd. 11, S.2-103 (1899)
- MÖLLER, R.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Entwicklung der Speicheldrüsen bei Mäuseembryonen
Inaugural-Dissertation an der FU Berlin, 1975
- MORRISON, L.M., Growth stimulating effects of acid
MURATA, K., mucopolysaccharides
QUILLIGAN, J.J., Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 118,
SCHJEIDE O.A. u. S. 770-772 (1965)
FREEMAN L.:
- NAVRATIL, v.D.: Über das Jacobsonsche Organ der Wirbeltiere
Z. f. Anat. Entw.-Geschichte S. 648-659, 1926
- NEGUS, V.: The comparative anatomy and physiology of the nose and paranasal sinuses
London: Livingstone 1958 pp 402
- NEUNER, B.: Das elektronenmikroskopische Bild des Mesenchyms der Gaumenfalten bei Rattenembryonen
Inaugural-Dissertation an der FU Berlin, 1969

- PANNIER, R.: Die Entwicklung und Reifung der Epithel-Bindegewebsgrenze der Zunge bei Rattenembryonen
Inaugural-Dissertation an der FU Berlin
1975
- PARSONS, T.S.: Anatomy of nasal structures from a comparative viewpoint
In: Chemical Senses 1, Olfaction. L.M. Beidler, ed. Handbook of Sensory Physiology, Springer-Verlag, Berlin, Vol. IV, pp. 1-26 (1971)
- PETER, K.: Die Entwicklung des Geruchsorgans und Jakobson'schen Organs in der Reihe der Wirbeltiere. Bildung der äußeren Nase und des Gaumens
Hertwigs Handbuch d. Entwicklungsgesch. Bd. 2, S. 1-82 (1902)
- PLANEL, H.: Etudes sur la physiologie de l'organe de Jacobson
Arch. Anat. (Strasbourg) 35, S. 199-205 (1953)
- POWERS, J.B.,
WINANS, S.S.: Vomeronasal Organ: Critical Role in Mediating Sexual Behavior of the Male Hamster
Science 187, pp. 961-963 (1974)
- RAMBOURG, A.: Morphological and histochemical aspects of glykoproteins at the surface of animal cells
Internat. Rev Cytol. 31, S. 57-114 (1971)

- RAUBER-
Kopsch: Jacobson'sches Organ
Lehrbuch u. Atlas d. Anatomie d. Menschen
S. 427-428, Leipzig (1923)
- RUYSCH: Thesaurus anatomicus
Amstelodami 1703 (zit.n.NAVRATIL,v.)
- SEIFERT, K. u.
ULE, G.: Die Ultrastruktur der Riechschleimhaut
der neugeborenen und jugendlichen weißen
Maus
Z. Zellforsch. 76, S. 147-169 (1967)
- SOEEMMERRING: Abbildung der menschlichen Organe des
Geruches
Frankfurt 1809 (zit.n.NAVRATIL,v.)
- STEIN, W.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen
über die Entwicklung der Epidermis bei
Rattenembryonen
Inaugural-Dissertation an der FU Berlin
1970
- TORREY, T.W.: The influence of nerve fibers upon taste
buds during embryonic development
Proc. Natl. Acad. Sci. 26, S. 627-634
(1940)
- TUCKER, D.: Nonolfactory Responses from the Nasal
Cavity: Jacobson's Organ and the Trigeminal
System
Handbook of Sensory Physiology IV/1
Chemical Senses 1 Springer-Verlag Berlin,
Heidelberg, New York 1971 (151-181)

- VERBENE , G.: Beobachtungen und Versuche über das
Flehmen katzenartiger Raubtiere
Z. Tierpsychol. 27 S. 807-827 (1970)
- WEISS, P.: Principles of development
H. HOLT and Company, New York, 1939
- WILLEMOT, J.: Texte de présentation concernant l'anatomie
de l'appareil olfactif. L'organe voméro-
nasal
Acta Oto-Rhino-Laryngologica Belgica, 26
S. 569-573 (1972)
- ZALEWSKI, A.A.: Neuronal and tissue specifications involved
in taste bud formation
Ann. New York Acad. Sci. 228, S. 344-349
(1974a)
- ZALEWSKI, Andrew. A.: Trophic Function of Neurons in
Transplanted Neonatal Ganglia
Exp. Neurology 45, S. 189-193 (1974 b)
- ZUCKERKANDL, E.: Das Jacobsonsche Organ
Zeitschr.f.d.ges. Anatomie Abt. 3:
Ergebnisse d.Anat. u. Entwicklungsgesch.
Bd. 13, S. 801-843 (1910)

An dieser Stelle möchte ich
Herrn Professor Dr. med. Hans-Joachim Merker
für die Überlassung des Themas und die freund-
liche Unterstützung bei der Durchführung und
Abfassung der Arbeit herzlich danken.

Lebenslauf

6. 6. 1940 in Lippstadt (Nordrhein-Westfalen)
geboren
- 1947 - 1960 Besuch von Grund- und Oberschule
mit dem Abschluß am
19. 2. 1960 durch die Reifeprüfung der Frauen-
oberschule
- 1960 - 1961 Landwirtschaftliches Lehrjahr
10. 10. 1961 Ergänzungsprüfung zur Erlangung der
Hochschulreife beim Schulkollegium
in Münster
- 1961 - 1968 Medizinstudium an den Universitäten
in Münster, Innsbruck und Kiel
2. 2. 1968 Medizinisches Staatsexamen an der
Universität Münster
- 1968 - 1970 Medizinalassistentenzeit an der Univer-
sitäts-Nerven- und Universitäts-Kinder-
klinik in Münster; Int. Abt. des Städt.
Wenckebach Krankenhauses und Chirurg.
Abt. des DRK-Krankenhauses Drontheimer-
straße in Berlin und dreimonatiger Kurs
für Tropenmedizin am Bernhard Nocht
Institut in Hamburg
15. 7. 1970 Approbation als Arzt
- 1970 Assistenzärztin an der Geburtshilflich-
Gynäkolog. Abt. des Städt. Auguste-
Viktoria-Krankenhauses in Berlin
- 1971 - 1972 Tätigkeit als General Practitioner im
Chilonga-Hospital (Zambia/Africa) im Rahmen
der deutschen Entwicklungshilfe
- 1973 - 1974 Ass. Ärztin an der Anästhesie Abt.
im ev. Waldkrankenhaus in Berlin
- seit März 1974 Ass. Ärztin an der Int. Abt. des Städt.
Humboldt Krankenhauses

